

3.02  
3.00

legüts epizina  
Acta Horti Botanici  
Nachlaß von Prof. N. Malta 332

SOCIETAS PRO FAUNA ET FLORA FENNICA

# ACTA BOTANICA FENNICA

12



HELSINGFORSIAE 1933

HELSINGFORS  
Akademische Buchhandlung

BERLIN  
R. Friedländer & Sohn





Nachlass von Prof. N. Malta  
552.

SOCIETAS PRO FAUNA ET FLORA FENNICA

# ACTA BOTANICA FENNICA

12

*Livr. 1934: 436.*

HELSINGFORSIAE 1933





ACTA BOTANICA FENNICA 12  
EDIDIT  
SOCIETAS PRO FAUNA ET FLORA FENNICA

ÜBER DIE  
VEGETATION DER FLUGSANDGEBIETE  
AN DEN KÜSTEN FINNLANDS

I. TEIL  
DIE SUKZESSION

VON  
BERTEL LEMBERG

MIT 1 KARTE, 7 ZEICHNUNGEN IM TEXT UND 8 TAFELN



HELSINGFORSIAE 1933

HELSINGFORS  
1 9 3 3  
DRUCK VON A.-G. F. TILGMANN

## Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Vorwort.....	5
Einleitung.....	7
I. Allgemeiner Teil .....	11
Kap. I. Das Material der Dünen .....	12
1. Voraussetzungen für die Entstehung unserer Flugsandfelder und Dünen .....	12
2. Der Flugsand .....	14
3. Die Beweglichkeit des Flugsandes .....	20
Kap. II. Die Entstehung der Dünen .....	21
Kap. III. Die Dünenpflanzen und die Dünenvegetation .....	24
II. Die Sukzession der Dünenvegetation .....	26
Kap. I. Die Marschvegetation .....	26
1. <i>Agrostis stolonifera</i> .....	27
2. <i>Puccinellia retroflexa</i> .....	28
3. <i>Juncus balticus</i> .....	29
4. <i>Salix repens</i> .....	30
5. <i>Festuca rubra</i> .....	30
Verzeichnis der Marschpflanzen .....	32
Kap. II. Die Vegetation der embryonalen Dünen .....	33
A. Die Saline .....	33
Verzeichnis der Pflanzen der salinen Tangbänke .....	34
B. Die Suprasaline .....	35
1. <i>Salsola kali</i> .....	35
2. <i>Carex Goodenowii</i> .....	37
3. <i>Agrostis stolonifera</i> .....	38
4. <i>Honckenya peploides</i> .....	38
5. <i>Agropyron repens</i> .....	40
Verzeichnis der Pflanzen der suprasalinen Tangbänke.....	41
Kap. III. Die weissen Dünen .....	43
A. Die Entstehung der weissen Dünen .....	43
B. Die Hauptpflanzen der weissen Dünen .....	47
1. <i>Ammophila arenaria</i> .....	47
2. <i>Elymus arenarius</i> .....	48
3. <i>Festuca rubra</i> v. <i>arenaria</i> .....	54
4. <i>Festuca polesica</i> .....	57
C. Die Dünenpflanzen zweiten Ranges .....	60
1. <i>Festuca ovina</i> .....	60
2. <i>Calamagrostis epigejos</i> .....	62
3. <i>Carex arenaria</i> .....	63
D. Die in die weissen Dünen sekundär eindringenden Kräuter .....	64
1. <i>Rumex acetosella</i> .....	65
2. <i>Honckenya peploides</i> .....	67



	Seite
3. <i>Viola canina</i> .....	68
4. <i>Achillea millefolium</i> .....	68
5. <i>Leontodon autumnalis</i> .....	69
6. <i>Hieracium umbellatum</i> v. <i>dunense</i> .....	70
Verzeichnis der Pflanzen der weissen Dünen .....	71
<b>Kap. IV. Die grauen Dünen</b> .....	73
A. Die Moose der grauen Dünen .....	75
1. <i>Ceratodon purpureus</i> .....	75
2. <i>Polytrichum piliferum</i> .....	76
3. <i>Polytrichum juniperium</i> .....	77
4. <i>Racomitrium canescens</i> .....	77
B. Die Flechten der grauen Dünen .....	79
1. <i>Cetraria aculeata</i> .....	79
2. <i>Cetraria islandica</i> .....	80
3. <i>Cladonia rangiferina</i> , <i>C. sylvatica</i> und <i>C. alpestris</i> .....	80
4. <i>Stereocaulon paschale</i> .....	81
5. Die Sandkuchen .....	83
C. Die Phanerogamen der grauen Dünen .....	84
Verzeichnis der Pflanzen der grauen Dünen .....	86
<b>Kap. V. Die Strauchdünen</b> .....	88
1. <i>Salix repens</i> .....	89
2. <i>Ledum palustre</i> .....	90
3. <i>Empetrum nigrum</i> .....	91
4. <i>Arctostaphylos uva ursi</i> .....	92
5. <i>Juniperus communis</i> .....	94
6. <i>Salix acutifolia</i> .....	96
7. <i>Alnus glutinosa</i> , <i>Alnus incana</i> .....	97
Verzeichnis der Pflanzen der Strauchdünen .....	99
<b>Kap. VI. Die Depressionen innerhalb der Flugsandfelder</b> .....	101
A. Die Erosionsmulden .....	103
B. Die abgeschnürten Partien von Flüssen (Lagunen) .....	105
C. Die Deflationsflächen .....	106
Verzeichnis der Pflanzen der Erosionsmulden .....	108
Verzeichnis der Pflanzen der Lagunen .....	110
<b>Kap. VII. Die Flüsse und die Bäche</b> .....	113
Verzeichnis der Pflanzen in und an Bachfurchen .....	114
<b>III. Über die Autökologie der Dünenpflanzen</b> .....	115
<b>Kap. I. Der Kampf der Dünenpflanzen gegen den Sandflug</b> .....	116
A. Die Holzpflanzen .....	116
B. Die Gräser und Kräuter .....	120
1. Die Pflanzen mit wagerechten Rhizomen .....	120
2. Die Pflanzen mit senkrechten Rhizomen .....	122
C. Die Moose .....	124
<b>Kap. II. Die Abhängigkeit der Pflanzen von der Feinheit des Sandes</b> .....	126
<b>Kap. III. Die Korrosionswirksamkeit des Sandes</b> .....	128
<b>Kap. IV. Der Kampf zwischen den Dünenpflanzen</b> .....	128
<b>IV. Zusammenfassung</b> .....	130
<b>Literaturverzeichnis</b> .....	135
<b>Abbildungen</b> .....	

## Vorwort.

Die vorliegende Arbeit bildet den ersten Teil meiner Studien über die Vegetation der Küstendünengebiete Finnlands; sie behandelt die Sukzession in der Pflanzendecke der Flugsandfelder und ihrer Dünen.

Gewöhnlich werden die Flugsandfelder an den Küsten Finnlands landeinwärts von einer baumbewachsenen hohen Düne begrenzt, die in einigen Fällen eine Wanderdüne mit mehr oder minder offener Vegetation zufälliger Art, in anderen Fällen eine durch Waldvegetation fixierte alte Düne ist. Oft wird die Pflanzendecke des Dünenwaldes unter dem Flugsand von dem vorgelegenen Sandfeld begraben und durch eine andere, auf dem angewehten Sand sich entwickelnde Vegetation ersetzt.

Die Sukzession dieser auf den hohen Dünen allmählich entstandenen Vegetation wird im zweiten, hier nicht veröffentlichten Teil meiner Studien behandelt werden. Der dritte und letzte Teil schliesslich wird Spezialbeschreibungen der untersuchten Dünengebiete enthalten.

Es ist mir eine angenehme Pflicht für mannigfache Hilfe meinen Dank auszusprechen. Vor allem nenne ich die Herren Professor Dr. Kaarlo Linkola und Adjunkt Dr. Ernst Häyrén, die das Manuskript durchgesehen und mir manche wertvolle Ratschläge und Anregungen gegeben haben. Auch Herrn Professor Dr. Alvar Palmgren bin ich für das wohlwollende Interesse, das er meiner Arbeit entgegengebracht hat, zu Dank verpflichtet. Der Kustos des Botanischen Museums der Universität Helsingfors, Herr Dr. Harald Lindberg, sowie Herr Professor Dr. Iivari Liro und Herr Dozent Dr. Mauno Kotilainen haben mich durch Prüfung und teilweise Bestimmung einiger zweifelhafter Phanerogamenformen bzw. einiger Pilze und Moose unterstützt. Zu Dank verpflichtet bin ich auch Herrn Lektor Gunnar Marklund, der mir während meiner Arbeit in freundlichster Weise seine Erfahrungen zur Verfügung gestellt, und Herrn Direktor Eugen Svartström, der in liebenswürdiger Weise einige meiner Reisen ermöglicht hat. Besonders danke ich herzlich Herrn Oberlehrer Dr. Rolf Krogerus, meinem lieben Gefährten auf fast allen meinen Exkursionen, für seine gute Kameradschaft und das unermüdliche Interesse, das er meiner Arbeit in reichem Masse bewiesen hat.

Die sprachliche Überprüfung meines deutsch geschriebenen Manuskripts wurde von Herrn Lektor Dr. H. Schlücking in Helsingfors ausgeführt.

Der Societas pro Fauna et Flora Fennica, die durch ein Stipendium meine Arbeit unterstützt hat, möchte ich an dieser Stelle meinen ehrfurchtsvollen Dank zum Ausdruck bringen.

Helsingfors, im Mai 1933.

*Der Verfasser.*



## Einleitung.

Das Interesse an den Dünen und Flugsandfeldern Finnlands ist bei den Geologen und Pflanzengeographen des Landes bisher verhältnismässig gering gewesen. Vielleicht findet dies darin seine Erklärung, dass unsere Dünengebiete so unbedeutend sind; nur wenige von den Küstendünen sind durch ihre Wanderungen eine Gefahr für nahegelegene Dörfer, Anbauflächen und Wälder geworden und haben so die Aufmerksamkeit auf sich gelenkt.

Der erste, der den Bau und die Vegetation unserer Küstendünen studierte, war THESLEFF. In seiner im Jahre 1895 erschienenen Arbeit »Dynbildningar i östra Finland« wendet er auf die Meeresdünen der Karelischen Landenge die Vorstellungen von der Entstehung und dem Bau der Dünen an, die zu seiner Zeit herrschten, und gibt eine kurze Charakteristik der Vegetation der karelischen Meeresdünen. Etwa zu gleicher Zeit, 1894—1895, erschien ROSBERGS Arbeit über Dünenbildungen auf der Ostküste des Bottnischen Meerbusens, die wertvolle Angaben über die Wanderungen der Dünen in den verschiedenen Jahreszeiten, die Einwirkung der säkularen Landhebung auf den geschilderten Küstenstrecken und andere Mitteilungen von Interesse enthält. In einer Anzahl von Veröffentlichungen hat LEIVISKÄ die Österbottnische Küste zwischen den Städten Gamla-Karleby und Torneå beschrieben, im Jahre 1905 die Frage der Entstehung der dortigen Dünengebiete klargelegt und 1909 in Zusammenhang mit einer summarischen Beschreibung der Vegetation der Küste auch die der wichtigsten Dünengebiete geschildert. HÄYRÉN (1909) beschreibt in seinem pflanzengeographischen Werke über die Gegend um Björneborg kurz die Vegetation und Flora auf dem Flugsandfelde und der Wanderdüne auf der Landspitze Ytterö. Kürzere Untersuchungen haben SUOMALAINEN und EHRSTRÖM veröffentlicht, von denen der erstere (1906) die Flora auf den Dünen bei Tvärminne auf der Landzunge Hangö-udd geschildert, der andere (1911) Beobachtungen über das Verhalten einiger Waldbäume im Flugsande gemacht hat.

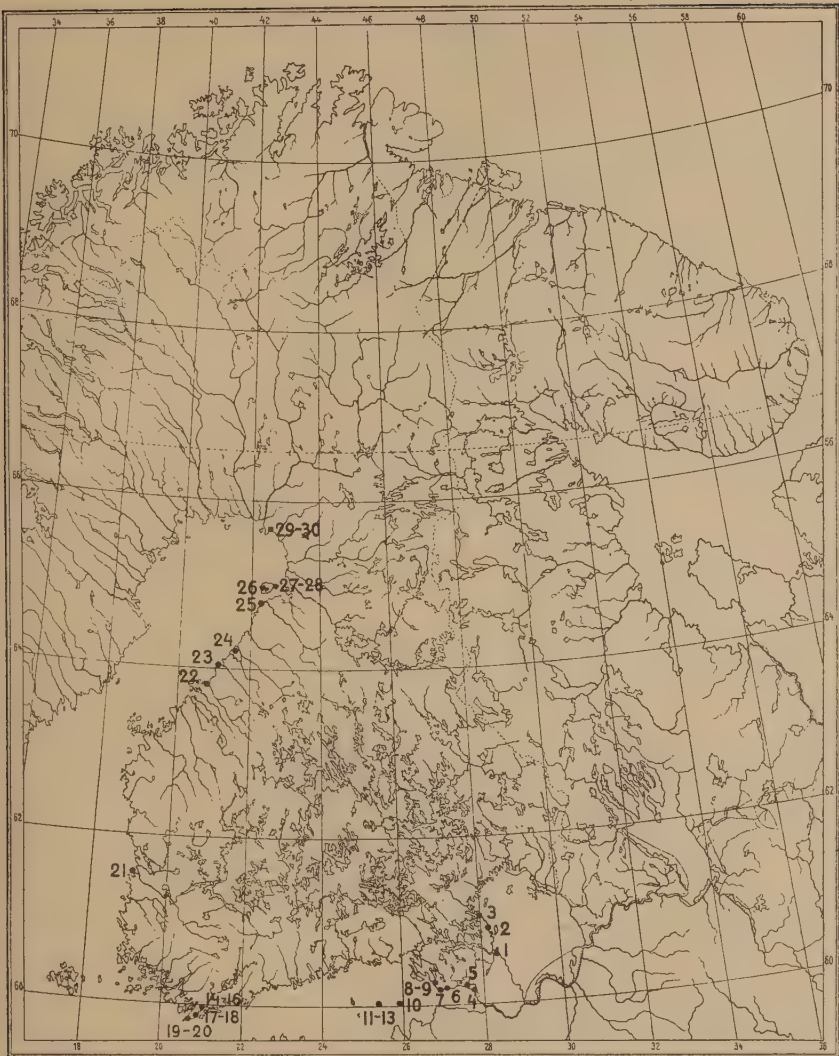
Die bedeutendsten Dünengebiete auf der Westküste des Ladoga-Sees zwischen der Reichsgrenze und der Stadt Kexholm sind von AMALIA LAULAJAINEN (1914), die u. a. eine grosse Anzahl Messungen der Höhe und des Neigungswinkels der Böschungen der einzelnen Dünen ausgeführt hat, und von KOTILAINEN, der (1922) die Vegetation auf dem Dünengebiete Haminanhiekka in der Nähe von Kexholm behandelt hat, untersucht worden.

In den letzten Jahren ist unsere Dünenliteratur durch einige Arbeiten von Interesse vermehrt geworden: FONTELLS Studie über die Vegetation als Binder von Flugsand (1926) und ILVESSALOS beide Untersuchungen über einige Wanderdünen unseres Landes (1926, 1927). Der erstere hat im Zusammenhang mit seinen Beobachtungen über den Wert verschiedener Pflanzenarten als Dünengründer auch eine kurze Beschreibung des Dünengebietes Vattaja in Österbotten gegeben. ILVESSALO hat Dünenwanderungen auf den Ausseninseln des Finnischen Meerbusens und auf der Meeresküste der Karelischen Landenge beobachtet. Schliesslich ist zu erwähnen, dass KROGERUS (1932) in seiner grossen Arbeit über die Arthropoden der Flugsandgebiete an den Küsten Finnlands kurze Notizen über die Flugsandvegetation mitgeteilt und LEMBERG (1927, 1928) Studien über Flugsandgebiete und deren Vegetation veröffentlicht hat.

Die genannten Forscher haben indessen nicht oder nur beiläufig die Frage der Entwicklung oder der Sukzession der Vegetation auf den Dünengebieten berührt. Eine solche Sukzession, die eine »zeitliche Folge von Pflanzengesellschaften an einem gegebenen Ort« darstellt (FURRER 1922, S. 133) oder eine Form von edaphischer Selektion, hervorgerufen durch das Eindringen gewisser Arten und Verdrängung von anderen, ist (DACHNOWSKI 1913, S. 287; siehe über diese Fragen z. B. COWLES 1899, 1901, COCKAYNE 1928, u. a.), ist deutlich auf mehreren von unseren Dünengebieten wahrzunehmen. In der ausländischen Dünenliteratur sind diese Verhältnisse schon lange berücksichtigt worden, so in REINKES (1903 usw.), GRAEBNERS (1910) und ZIEGENSPECK-TOMUSCHATS (1929) Arbeiten über Deutschlands Küstendünen, in den Untersuchungen WARMINGS (1909) über Dänemarks, MASSARTS (1908) über Belgiens, JESWIETS (1913) über Hollands, KÜHNHOLTZ-LORDATS (1923) über Süd-Frankreichs, DARBISHIRES (1924) und SALISBURYS (1925) über West-Englands Dünen, COWLES' (1899) und FULLERS (1911) über die Dünen am Michigansee u. a.

Während einer Reihe von Jahren (1923—1930) habe ich die Vegetation auf einer grösseren Anzahl von Küstendünengebieten unseres Landes studiert. Hierbei war ich vor allem bemüht die Entwicklung der Vegetation festzustellen. Wie schon oben angedeutet wurde, tritt eine Sukzession mit voller Deutlichkeit auf mehreren Flugsandfeldern in Finnland in Erscheinung, wo eine anfangs dünne und offene Vegetation mit der Zeit ihren Charakter verändert und geschlossen wird. Währenddessen geschieht eine Veränderung in der Vegetation, die ursprünglichen Elemente derselben verschwinden nach und nach und werden durch andere ersetzt, bis die Sukzession ihr Endstadium erreicht hat.

Gegenstand meiner Untersuchungen waren 22 Dünen- und Flugsandgebiete auf den Küsten des Ladoga-Sees, des Finnischen und des Bottnischen Meerbusens und zwar (s. Karte):



Karte der untersuchten Dünengebiete: 1 Ikolka, 2 Riiskanhiekkä, 3 Haminanhiekkä, 4 Kuokkala, 5 Kellomäki, 6 Ino, 7 Seivästö, 8 Muurila, 9 Kuolemajärvi, 10 Seiskari, 11 Lavansaari Hiekkataipale, 12 Hiekkakukkula, 13 Pohjakylä Dorfdüne, 14 Lappvik, 15 Syndalen, 16 Tvärminne, 17 Björkskär, 18 Henriksberg, 19 Kolaviken, 20 Tulludden, 21 Ytterö, 22 Yxpila, 23 Vattaja, 24 Kalajoki, 25 Tauvo, 26 Hailuoto Marjaniemi, 27 Ojakylä, 28 Hyyppä, 29 Simo Tiironhiekkä, 30 Röytänhiekkä.



A. Am Ladoga die Küstenstrecke von der Reichsgrenze auf der Karelischen Landenge bis zur nördlichen Mündung des Flusses Vuoksen bei der Stadt Kexholm zwischen  $60^{\circ} 32'$  und  $61^{\circ} 3'$  n. Br.,  $30^{\circ} 50'$  und  $30^{\circ} 15'$  E. Gr. (1925).

B. Am Finnischen Meerbusen auf der Karelischen Landenge, und zwar die Küstenstrecke von der Reichsgrenze bis zum Kirchspiel Kuolemajärvi zwischen  $60^{\circ} 8'$  und  $60^{\circ} 19'$  n. Br.,  $30^{\circ} 0'$  und  $28^{\circ} 40'$  E. Gr. (1924, 1925, 1928); die Dünengebiete auf den Ausseninseln im Finnischen Meerbusen Seiskari (Seitskär)  $60^{\circ} 2'$  n. Br.,  $28^{\circ} 28'$  E. Gr., und Lavansaari (Lövskär)  $60^{\circ} 0'$  n. Br.,  $27^{\circ} 55'$  E. Gr. (1926); die Dünengebiete auf der Landzunge Hangö-udd zwischen  $59^{\circ} 49'$  und  $59^{\circ} 54'$  n. Br.,  $22^{\circ} 52'$  und  $23^{\circ} 17'$  E. Gr. (1923, 1927, 1928, 1930).

C. Am Bottnischen Meerbusen die Dünengebiete auf der Landspitze Ytterö (Yyteri)  $61^{\circ} 34'$  n. Br.,  $21^{\circ} 34'$  E. Gr. (1927), auf der Landspitze Yxpila (Ykspihlaja)  $63^{\circ} 51'$  n. Br.,  $23^{\circ} 2'$  E. Gr. (1926), auf der Halbinsel Vattaja im Kirchspiel Lohtaja (Lochteå)  $64^{\circ} 3'$  n. Br.,  $23^{\circ} 25'$  E. Gr. (1926), im Kirchspiel Kalajoki  $64^{\circ} 15'$  n. Br.,  $23^{\circ} 20'$  E. Gr. (1926), auf der Landspitze Tauvo im Kirchspiel Siikajoki  $64^{\circ} 49'$  n. Br.,  $24^{\circ} 35'$  E. Gr. (1926), im Kirchspiel Simo  $65^{\circ} 39'$  n. Br.,  $24^{\circ} 43'$  E. Gr. und  $65^{\circ} 40'$  n. Br.,  $24^{\circ} 40'$  E. Gr. (1927), die Dünengebiete auf der Insel Hailuoto (Karlö)  $65^{\circ} 0'$  und  $65^{\circ} 3'$  n. Br.,  $24^{\circ} 40'$  E. Gr. (1927).

Die meisten der von mir untersuchten Dünengebiete bestehen aus einem Flugsandfeld und einer hohen Düne, die landeinwärts das Flugsandfeld begrenzt (Begrenzungsdüne). Das Flugsandfeld, das am Wassersaum mit der Saline resp. Lakustrine (siehe unten) beginnt, hat eine Vegetation, die in bestimmten Gürteln angeordnet ist. Die Begrenzungsdüne (HÖRNER 1926), die in gewisser Bedeutung hiermit identische Terminaldüne (KROGERUS 1932) oder Randdüne, wie ich sie nenne, umschliesst in gewöhnlichen Fällen bogenförmig die nach innen zu gelegenen Teile des Flugsandfeldes; sie ist durchgehend mit Wald bewachsen. Dieser besteht entweder aus Kiefern und gehört gewöhnlich zum *Vaccinium*-Typ, seltener zum *Myrtillus*- oder *Calluna*-Typ, oder aus Laubwald, der von der Düne, in diesem Falle einer Wanderdüne, erobert worden ist.

Von den Pflanzengürteln des Flugsandfeldes wird die unmittelbar am Wassersaume liegende Sandalgenzone in dieser Studie nicht berücksichtigt. Dasselbe gilt von den Algengesellschaften in Lagunen und feuchten Depressionen zwischen den Dünenreihen der Flugsandfelder.

Betreffs der Nomenklatur wurde für die Phanerogamen LINDMANS »Svensk Phanerogamflora« 1926, für die Gefässkryptogamen ALCENIUS-NORDSTRÖMS »Finlands kärlväxter« 1930, für die Moose BROTHERUS' »Die Laubmoose Fennoskandias« 1923, für die Strauch- und Laubflechten MAGNUSSONS »Flora över Skandinavien busk- och bladlavar« 1929 und für die Krustenflechten LINDAUS »Kryptogamenflora für Anfänger«: »Die Flechten« 1913 benutzt.

Bei der Einteilung der Strandzonen am Meere folge ich BRENNERS (1921, S. 30) Schema. Er teilt die amphibische *litorale Zone* in drei Gürtel ein 1) den *subsalinen* Gürtel (normal unter Wasser, bei extremer Regression trockengelegt), 2) den *salinen* Gürtel (ausgeprägt amphibisch), 3) den *suprasalinen* Gürtel (normal über Wasser, nur bei extremer Transgression überschwemmt). Oberhalb des suprasalinen Gürtels beginnt die *supralitorale Zone*, unterhalb desselben die *sublitorale Zone*. Diese drei Zonen bilden die *marine Region*. Landeinwärts von dieser Region folgt die *supramarine Region*, unterhalb der sublitoralen Zone verbreitet sich die *submarine Region*. Die litorale Zone am Meer entspricht der Lakustrine an Binnenseen.

In der vorliegenden Arbeit ist die bekannte von NORRLIN aufgestellte Skala für die Dichtigkeit der Pflanzen benutzt:

10. Beimischung anderer Arten	0—4	} deckend
9.       »       »       »	4—6	
8.       »       »       »	6—7,5	
7. Zwischenraum	2,5—15	cm
6.	15—45	»
5.	45—90	»
4.	90—180	»
3.	180—450	»
2.	450—900	»
1.	über 900	»

Wenn eine Pflanze in Horsten, Rasen, Gruppen oder Flecken vorkommt, wird die Dichtigkeit der Individuen (arabische Ziffern) und diejenige der Individuensammlungen (römische Ziffern) besonders angegeben.

## I. Allgemeiner Teil.

Dünen und Flugsandfelder — STEBUTT (1930) und KROGERUS (1932) verwenden die Begriffe Triebssand, Triebssandfelder — kommen überall da vor, wo feinkörniger Sand vom Winde in Bewegung gesetzt wird. Sie treten entweder als Binnendünen und Binnensandfelder in bisweilen sehr grosser Ausdehnung innerhalb der Kontinente, wo sie sich an den Ufern grösserer Seen und Flüsse entlang ausbreiten, aber auch unabhängig von den Binnengewässern auf, oder folgen den Meeresküsten als Küstendünen, an die sich oft Flugsandfelder anschliessen.

Die Dünen und Flugsandfelder Finnlands sind im Vergleich zu denen in West- und Mitteleuropa klein. So erreicht von den Küstendünen nur eine,

nämlich die Düne auf Ytterö eine Höhe von 20 m (BORGSTRÖM 1919, S. 10); die übrigen sind niedriger. THESLEFF (1895, S. 47) gibt an, dass die Küstendüne im Kirchspiel Kuolemajärvi auf der Karelischen Landenge eine Höhe von 21—22 m besitze. Diese Höhe findet indessen dadurch eine Erklärung, dass die Düne auf eine ca. 20 m hohe alte Uferterrasse gewandert ist.

## Kap. I. Das Material der Dünen.

### 1. Voraussetzungen für die Entstehung unserer Flugsandfelder und Dünen.

Von den Bedingungen für die Entstehung der Flugsandgebiete auf den Küsten unseres Landes nennen wir in diesem Zusammenhang: seichte sandführende Küstenstrecken, die säkulare Landhebung, günstige Verhältnisse für den Sandtransport an den Ufern, ein bedeutender Höhenunterschied zwischen Hoch- und Niedrigwasserstand und die Wirksamkeit des Eises.

a. *Der submarine Sand* begleitet unsere Flugsandufer als Saum von oft grosser Breite. Von einem höheren Punkt auf dem Land aus sieht man den braunen Unterwassergürtel sich sogar mehrere hundert Meter ins Wasser erstrecken. — Der submarine Sand unserer Küste hat glazigenen Ursprung und ist zum grossen Teil durch Sedimentation abgelagert, ein Vorgang, der übrigens noch andauert. Wie LEIVISKÄ (1905) nachgewiesen hat, sind auch beträchtliche Mengen Sandes aus Osen bei der säkularen Hebung abgeschwemmt worden und werden noch immer abgespült; an vielen Orten Finnlands sieht man deshalb Sandfelder sich am Fusse der Ose ausbreiten. Das gilt für einen grossen Teil der Dünengebiete am Ladoga; auch auf Seiskari und Lavansaari, auf Hangö-udd usw. kann man diesen Vorgang beobachten.

b. *Die säkulare Landhebung* spielt sicherlich bei der Entstehung der Flugsandfelder eine grosse Rolle. Der Betrag der Hebung an den von mir untersuchten dünenführenden Küsten geht aus einer von SAURAMO (1928, S. 147) veröffentlichten Karte hervor, nach welcher die Isobasen sich zu den Dünengebieten folgendermassen verhalten:

- Die Dünengebiete des Bottnischen Meerbusens N vom Kvarken liegen zwischen  
den Isobasen 100 u. 90 cm.
- Die Dünengebiete des Bottnischen Meerbusens S vom Kvarken liegen zwischen  
den Isobasen 80 u. 70 cm.
- Die Dünengebiete von Hangö-udd werden durchzogen von der Isobase 40 cm.
- Die Dünengebiete auf Lavansaari und Seiskari werden umfasst von den Isobasen 20 u. 0 cm.
- Die Dünengebiete der Karelischen Landenge werden durchzogen von der Isobase 0 cm.



Besonders an den Küsten des Bottnischen Meerbusens muss der Anteil der Landhebung an der Dünenbildung beträchtlich sein. Denn mit einem ununterbrochen und stark sich hebenden Meeresgrund werden, wie NILSSON (1905, S. 32) hervorhebt, unablässig neue Sandmassen in den Wellenbereich gebracht und von diesen gegen die Ufer transportiert. Ähnliche Beobachtungen machte schon JENTSCH (1900, S. 112—113).

Auf der Karelischen Landenge ist die säkulare Landhebung gegenwärtig ungefähr 0, auf Lavansaari und Seiskari gering; an diesen Küsten wird also unabhängig von der Landhebung dem Meeresboden Sand entrisen.

c. *Der Sandtransport der Gewässer.* Es ist augenfällig, dass die Dünen und Flugsandfelder in der Nähe der Flussmündungen gewöhnlich bedeutender sind als an anderen Teilen der Küsten. Der Grund liegt in der transportierenden Wirksamkeit der Gewässer. Auch grössere Bäche, welche Sandgebiete durchfliessen, tragen oft in hohem Grade zur Anhäufung von Schwemmsand bei, was dann eine Dünenbildung veranlasst. Besonders deutlich zeigt sich diese Erscheinung auf der Karelischen Landenge an der Ladoga-Küste.

d. *Hoch- und Niedrigwasser.* An den Küsten der Weltmeere spielt das Gezeitenphänomen eine besonders bedeutsame Rolle bei der Versorgung der Dünenufer mit Sand. Am Bottnischen und Finnischen Meerbusen sind dagegen die Gezeiten kaum wahrnehmbar. Sie finden hier einen gewissen Ersatz in dem Wechsel von Niedrig- und Hochwasser, bei welchem der dem Ufer am nächsten liegende Teil des Meeresgrundes in unregelmässigen Intervallen blossgelegt oder überschwemmt wird.

Der Unterschied zwischen Hoch- und Niedrigwasser ist am grössten in den innersten Teilen der Buchten, wo er 3—3,5 m erreichen kann; gegen die Ostsee nimmt dieser Unterschied beträchtlich ab. (Atlas von Finnland 1925, Blatt 11,9). An den Küsten des Ladoga-Sees ist der Unterschied zwischen Hoch- und Niedrigwasser ziemlich gross.

An den seichten Dünenküsten Finnlands kann eine Abweichung von dem normalen Wasserstand erheblich auf das Aussehen der Küste einwirken. So ist es z. B. bei der »amphibischen Küste« des Bottnischen Meerbusens der Fall, wo die Grenze zwischen Land und Meer oft schwer festzustellen ist. Hier können während der Niedrigwasserzeiten Hunderte von Metern Meeresgrund blossgelegt und weite Areale des Ufers bei Hochwasser überschwemmt werden. So können die während der Niedrigwasserzeiten blossgelegten Teile des Grundes, da sie dem Einfluss der Sonne und des Windes ausgesetzt werden, mindestens in ihren oberflächlichsten Schichten trocknen und den landeinwärts gelegenen Flugsandfeldern Sand liefern. Auch transportieren die Wellen bei Hochwasser feinen Sand über die Ufer.

e. *Der Sandtransport nach den Ufern.* Das auf dem Meeresgrunde gelagerte oder in schwebendem Zustand befindliche feinere Sandmaterial wird

von den Wellen gepackt und nach den Ufern zu versetzt. Wo die Welle das Ufer hinaufleitet, führt sie Sand mit sich. Die Welle läuft als Ganzes nicht zurück, sondern ein Teil derselben sinkt in den Sand der Saline, wobei der Sand in dünnen Schichten über den Strandgürtel gelagert wird. Auf diese Weise entsteht ein niedriger, recht gut ausgeprägter, aber ephemerer Strandwall, der die Saline begleitet. Der Strandwall liefert Sand nach den landeinwärts gelegenen Abschnitten des Ufers. Er stellt, könnte man sagen, einen wichtigen Vermittler von Flugsand zwischen dem Meeresgrund resp. Seeboden und dem Ufer dar.

Dass den Ufern auch ohne solche Vermittlung Sand zugeführt werden kann, wurde oben schon angedeutet; da bei Hochwasser oft weite Flächen des Ufers überspült werden, wird der vom Wasser mitgeführte Sand sogar hoch auf diesen abgelagert.

f. *Das Eis.* An den nördlichen Küsten kommt noch ein Faktor für den Sandtransport in Frage, nämlich das Eis. Seine Bedeutung ist jedoch im Vergleich zu der der Wellen wahrscheinlich sehr gering. Für die Dünen- bzw. anderen Küsten des Bottnischen Meerbusens wird die Transportwirksamkeit des Eises von HELAAKOSKI (1912, S. 1—27), für diejenigen des Ladoga-Sees von LAULAJAINEN (1914, S. 204) beschrieben. ROSBERG (1919, S. 95) hat bei Tytärsaari (Tyttärskär) im Finnischen Meerbusen festgestellt, wie das Packeis, das sich im Herbst und Frühjahr an den Ufern von Tytärsaari zusammenschiebt, dazu beiträgt feinen Sand von dem Meeresgrunde auf das Trockene zu befördern. Diese an unseren seichten Sandküsten wahrscheinlich sehr häufige Erscheinung erwähnt GERHARDT (1900, S. 611) auch für das Kurische Haff.

Auf seichtem Sandgrund kann man von den Wellen aufgebaute Sandbänke sehen, die sich in Form langgestreckter Rücken parallel zur Küste ausdehnen. Man findet sie regelmässig vor ausgedehnteren Flugsandgebieten; man kann sie gut bei Niedrigwasser beobachten, wo sich ihre Kämme über die Wasseroberfläche erheben. Die Sandbänke wandern langsam nach den Ufern zu. Einige Forscher wie NILSSON (1905, S. 325) und SOLGER (1910, S. 52) glauben, die Ankunft einer Sandbank am Ufer bedeute die Einleitung einer Periode intensiven Dünenbaus mit hohen Dünen.

## 2. Der Flugsand.

Der Flugsand Finnlands besteht hauptsächlich aus den Bestandteilen des Granites und des Gneises, d. h. Quarz nebst kleineren Mengen Feldspat und Glimmer, Granat, Magnetit u. a. Mineralien.

Die mineralische Zusammensetzung des Flugsandes in % von einer Anzahl Dünengebiete in Finnland geht aus der folgenden Tabelle nach BORGSTRÖM (1919, S. 6—10) hervor.

	SiO <sub>2</sub>	Fe <sub>2</sub> O <sub>3</sub>	Al <sub>2</sub> O <sub>3</sub>
Dünensand, Länteenpakka, Kalajoki	74,74	8,25	10,36
Flugsand, Tytärsaari	81,80	0,55	12,27
Dünensand, Maristopakka, Kalajoki	81,43	0,95	9,47
» Sandziegelfabrik, Tvärminne	82,04	0,78	14,15
» Munahietapakka, Siikajoki	83,47	1,32	8,34
Strandfeld bei den Dünen, Landspitze Ytterö	83,05	0,78	—
Grossdüne, Ytterö	85,09	1,14	—

Die CaO-Menge war im Dünensande von Maristopakka 1,14 %, bei Tvärminne 1,09 %.

In den europäischen Dünengebieten, deren Sand aus Gebieten stammt, die vom nordeuropäischen Inlandeis bedeckt waren, besteht der Flugsand hauptsächlich aus Quarz (JENTSCH 1900, S. 38). Gegenüber gewissen Dünengebieten an den Küsten der Nordsee ist das Quarzprozent unserer Küstendünen niedrig. Zum Vergleich kann angeführt werden, dass Flugsand von den Küsten Süd-Schwedens einen Quarzgehalt von 92,06 % (HESSELMAN 1909, S. 18), von Warnemünde von 92 % (JENTSCH l. c., S. 32) und von den Küsten Hollands von 90—95 % (JESWIET 1913, S. 308) besitzt.

Der Kalkgehalt ist in unseren Dünen gering (vergl. oben). Während er in den niederländischen Dünen bis zu 9 % und darüber (JESWIET l. c., S. 308) beträgt, ist er in Finnland nur etwas über 1 %. In einigen Dünen auf der Ostküste Englands ist nach MARSH (1915, S. 90) der CaCO<sub>3</sub>-Gehalt 2—3,4 %, im Dünensand von Donegal (Irland) nach SALISBURY (1925, S. 328) sogar 11,4 %. — Viele Dünenforscher haben ein bestimmtes Verhältnis zwischen dem Quarzreichtum und dem Alter des Dünensandes nachgewiesen: je älter der Dünensand als solcher ist, um so reicher an Quarz ist er auch. Die Ursache liegt darin, dass die Verwitterung am leichtesten die weicheren Mineralien wie Glimmer, Feldspat, Karbonate usw. angreift, welche deswegen mit der Zeit immer seltener werden, während der harte Quarz der Verwitterung viel besser widersteht und deshalb prozentual zunimmt (SOKOLOW 1894, S. 133, JENTSCH 1900, S. 36—38).

CAJANDER (1916, S. 169) führt eine Tabelle an, in welcher die Veränderungen des Dünensandes beleuchtet werden: während der Sand in einigen nord-deutschen Dünen in einer Tiefe von 1,6—2 m einen verhältnismässig geringen Quarzgehalt (71,29 %) und einen relativ hohen Gehalt an Plagioklas, Orthoklas und Mikroklin (27,63 %) zeigte, war der Quarzgehalt des Oberflächensandes infolge der Verwitterung der meisten übrigen Mineralien bedeutend höher (76,42 %).

Eine zweite Erfahrung, die von vielen Dünenforschern gemacht wurde, ist, dass der Sand in einem Dünengebiet umso feiner ist, je weiter er von dem



Meere entfernt ist. Eine der Ursachen ist in der anhaltenden Einwirkung der Atmosphärien, der die in weiterem Abstand vom Meere gelegenen Sandkörner unterworfen gewesen sind, zu suchen. Sicher wirken auch mechanische Faktoren mit, indem die Sandkörner während des Transportes nach dem Lande zu durch Stossen gegeneinander, Abnutzung usw. an Grösse abnehmen, und zwar umso mehr, je weiter sie gewandert sind. Aber die eigentliche Ursache der Sortierung der Sandkörner ist der Wind: das feinere und deshalb leichtere Sandmaterial wird weiter vom Wasser verfrachtet, das gröbere und schwerere bleibt näher bei diesem liegen. Dass ein bestimmter Zusammenhang zwischen der Kraft des Windes und der Grösse oder dem Gewicht der transportierten Sandkörner in der Tat besteht, haben u. a. SOKOLOW (1894, S. 12) und TRIKALINOS (1928, S. 270) durch direkte Versuche nachgewiesen.

Der Dünenand wird ferner durch seine ausgeprägte Reinheit, seinen Mangel an Staub gekennzeichnet; das feinste Material wird nämlich von den Winden leicht ausserhalb des Dünengebietes geführt. Ein solches Ausmustern feinkörniger Bestandteile erfährt gewöhnlich schon der submarine Sand vor den Dünengebieten, indem Schlick- u. a. Partikeln aus dem Sande bei dessen Transport nach der Küste zu ausgeschieden werden.

Die Farbe des Dünenandes ist charakteristisch. Da diese sein Gepräge von dem dominierenden Material, dem Quarz, erhält, ist der Flugsand in unseren Dünengebieten in trockenem Zustand, d. h. der frische, von den Wellen soeben auf die Ufer geworfene Sand, hellgrau-grauweiss. Mit der Zeit wird die helle Farbe verändert, indem die Sandkörner mit dünnen gelblichen Schichten von Eisenhydrat, Humusstoffen u. a., die dem Sande einen gelbbraunen Ton verleihen, überzogen werden; diese Farbe zeigt der Sand in älteren, von der Vegetation gebundenen Dünen. Im Regen wird der Flugsand dunkelgrau oder dunkelgelbbraun, weil die Poren des Sandes mit Wasser gefüllt und die Sandkörner selbst mit dünnen Wasserschichten überzogen werden.

Die Flugsandkörner besitzen keine charakteristische Form, wie schon von SOKOLOW gezeigt wurde. Freilich werden manche Körner bei ihrer Bewegung landeinwärts abgenutzt und abgestumpft und sie werden hierbei mehr oder minder rund. Diese Form können sie aber leicht wieder verlieren, wenn sie beim Transporte gegeneinander schlagen. Die Sandkörner werden hierdurch scharfkantig und unregelmässig, was übrigens auch durch heftige Temperaturschwankungen herbeigeführt werden kann.

Die Grösse der Sandkörner in den von mir untersuchten Dünengebieten geht aus nachstehender Tabelle hervor; die Messungen sind von Herrn H. LÖNNROTH ausgeführt, der von R. KROGERUS und mir gesammeltes Material benutzt hat.

Die Mittelgrösse der Sandkörner der in der Tabelle aufgezählten Dünengebiete ist 0,2—0,6 mm. Die entsprechende Zahl bei Dünen auf der Ostküste

Englands (Norfolk) beträgt 1—2 mm (MARSH 1913, S. 90), bei Dünen der englischen Westküste (Lancashire) 0,2—0,4 mm (DARBISHIRE 1924), bei dänischen Dünen 0,25—0,5 (WARMING 1909, S. 10) und den Dünen Deutschlands 0,2—1,0 mm (JENTSCH l. c., S. 34). Nach SOKOLOW (l. c., S. 132 Fussnote) ist die Grösse der Sandkörner in den Dünen bei Narva und Libau 0,1—0,3 mm, nach HESSELMAN (1909, S. 17) in dem Dünengebiet Ulla Hau (Fårön, Schonen) 0,5—1,0 mm. ILVESSALO (1927) hat eine Tabelle über die Grösse der Sandkörner einiger Dünengebiete in Finnland veröffentlicht.

Den feinsten Sand von den in der Tabelle genannten Dünengebieten besitzt das Dünengebiet von Tauvo, wo der grösste Teil, ca. 92 %, des Sandes eine Korngrösse von 0,06—0,2 hat. Den gröbsten Sand weist die Randdüne von Muurila auf.

Zwischen der Feinheit des Sandes und dem Abstand der Dünengebiete von den Flüssen scheint ein Zusammenhang zu bestehen. Drei von den in der Tabelle erwähnten Dünenbereichen haben einen Sand von 0,06—0,2 mm Korngrösse, nämlich Kuokkala an der Mündung des Flusses Rajajoki (Systerbäck), Tauvo unmittelbar südlich von der Mündung des Flusses Siikajoki und Marjaniemi auf der Insel Hailuoto ausserhalb der Mündung des Flusses Ule-älv. Zwar liegt Marjaniemi 2,5 Meilen entfernt, aber wie ROSBERG (1894—1895, S. 144—145) hervorhebt, hat gerade der Fluss Ule-älv, vielleicht auch der Fluss Siikajoki, wirksam zum Aufbau der grossen Insel beigetragen. Aussergewöhnlich feinkörnigen Sand besitzt auch das Dünengebiet von Ytterö, unmittelbar südlich der Mündung des Flusses Kumo-älv. Dagegen zeichnet sich der Sand der Dünenbereiche von Ino an der Mündung des Flusses Inonjoki, und von Kalajoki, unmittelbar südwestlich der Mündung des Flusses Kalajoki gelegen, nicht durch grössere Feinheit aus: die Ursache ist wohl darin zu suchen, dass Moräne mit dem Flugsande vermischt ist.

Aus meiner Tabelle geht ausserdem hervor, dass wenigstens in gewissen Dünengebieten der Sand der Randdünen feiner ist als auf den nach dem Meere zu gelegenen Flugsandfeldern. So verhält es sich auf Kuokkala, Ino, Seiskari und Tulludden. Dasselbe Verhältnis herrscht zwischen Sand vom Kamm und der Windseite der Högsand-Düne; der Kamm weist erheblich feinkörnigeren Sand als die Windböschung auf.

SOKOLOW (l. c., S. 132) hebt sicher mit Recht hervor, dass die Korngrösse der Dünen gewöhnlich 1,5—2 mm nicht übersteigt. Einige der Dünen in der Tabelle scheinen jedoch eine Ausnahme zu bilden. So wird in den Randdünen von Ino und Seiskari Sand mit einer Korngrösse von sogar über 5 mm angetroffen. Der grobe Sand gehört zu der unter dem Flugsande liegenden Moräne. Andererseits ist die Mindestgrösse der Sandkörner in den von mir untersuchten Dünenbereichen ca. 0,02 mm.





Dünengebiet	Standort	Prozentuale Verteilung Korngrösse in mm						Bemerkungen
		0,02-0,06	0,06-0,2	0,2-0,6	0,6-2,0	2-5	> 5	
Hangö-udd b) Syndalen c) Henriksberg	<i>Festuca polesica</i> -Düne im Supralitoral Randdüne		49,06	79,32	1,60		99,98 100.	
	Supramarine Düne	0,37	29,67	75,37	0,68		99,99	
	<i>Elymus</i> -Düne in der Suprasaline		21,29	78,71			100.	
	<i>Festuca polesica</i> -Düne im Supralitoral		45,02	83,80	1,18*		100.	* Teilweise Pflanzenreste
	Supramarine <i>Carex arenaria</i> -Düne	0,35	19,48	79,66	0,50		99,99	
d) Tvärminne e) Hangö Badhus- parken f) Tulludden	<i>Elymus</i> -Düne in der Suprasaline	0,23	37,02	56,50	5,03		99,98	
	<i>Elymus</i> -Düne » » » »		26,96	71,58	1,43		99,97	
	<i>Festuca polesica</i> -Düne » » » »		16,23	82,17	1,60		100.	
	<i>Empetrum</i> -Düne im Supralitoral	0,27	20,07	68,38	10,84	0,83	99,99	
	Randdüne		24,84	73,75	1,41		100.	
Ytterö	<i>Honckenya</i> -Düne in der Suprasaline	0,13	30,56	66,45	2,81		100.	
	<i>Elymus</i> -Düne im Supralitoral		41,11	58,17	0,54	0,04	99,84	
	<i>Festuca rubra</i> v. <i>aren.</i> -Düne » »	0,45	70,21	29,34			100.	
	Randdüne	0,47	35,08	63,85			100.	
	Randdüne		7,73	88,41	3,68	0,15	99,97	
Vxpila Vattaja	<i>Salix repens</i> -Düne in der Suprasaline		5,74	94,08	0,18		100.	
	Wanderdüne, Laakaiperänpakka		3,28	71,84	24,20	0,52	99,84	
	<i>Empetrum</i> -Düne im Supralitoral		18,50	81,50			100.	
	Randdüne	1,17	91,95	6,85			99,97	
	Simo:							
a) Tiironliekka b) Röytänliekka Hailuoto: Marjanieni	Flugsandfeld, Supralitoral		5,90	93,03	0,05	0,08	99,96	
	» »		3,90	92,06	2,75	0,37	99,98	
	<i>Empetrum</i> -Düne im »	0,54	76,90	22,50			98,94	

## 3. Die Beweglichkeit des Flugsandes.

Der Flugsand muss trocken sein um von den Winden in Bewegung versetzt werden zu können. Je feinkörniger der Sand ist, desto längere Zeit behält er seine Feuchtigkeit. Auch sein Gehalt an Staub- und Humuspartikeln sowie an Algen, welche in den Depressionen innerhalb der Flugsandgebiete auftreten, verhindern das schnelle Auftrocknen des Sandes.

RAUNKIAER hat darauf hingewiesen, dass bestimmte, in feuchten Vertiefungen zwischen Dünen lebende Insekten, z. B. *Bledius*-Arten, durch ihre tunnelgrabende Wirksamkeit zu dem — natürlich nur fleckenweisen — Austrocknen des Flugsandes beitragen (WARMING 1909, S. 13). In Finnland sind diese Verhältnisse von KROGERUS (1925, 1932) studiert worden.

Sonne und Wind, überhaupt trockene Luft, machen die Sandoberfläche trocken und den Sand bewegungsfähig. SOKOLOW (l. c., S. 12) hat gezeigt, dass eine Windstärke von mindestens 4,5—6,7 m/sek. notwendig ist um Sandkörner von 0,25 mm Durchmesser in Bewegung zu setzen.

Die Mittelstärke unserer herrschenden Küstenwinde im Winter und Sommer geht aus der folgenden Tabelle nach dem Atlas von Finnland 1925, Blatt 10, hervor:

Ort				Winter	Sommer
Bottnischer Meerbusen: Gegend von Hailuoto				7 m i. d. Sek.	3 m i. d. Sek.
»	»	»	» Kalajoki	7 » » » »	6 » » » »
»	»	»	» Ytterö	7 » » » »	5 » » » »
Finnischer	»	»	» Hangö	5 » » » »	6 » » » »
»	»	Karelische	Landenge	4 » » » »	4 » » » »

Über den Sandflug im Winter hat ROSBERG (1894—1895, S. 85) Beobachtungen angestellt. Er sah, wie der Schnee von den Dünenkämmen weggeblasen und der entblösste Sand vom Winde erfasst und über den in der Nähe liegenden Schnee gelagert wurde. THESLEFF (1895, S. 51) fand, dass der Sand im Winter am besten fliegt, weil die Sandkörner in dieser Jahreszeit und an Frosttagen überhaupt mit einer dünnen Eishaut umgeben sind, welche sie glatt und verhältnismässig leichter macht. LAULAJAINEN (1914, S. 209—210) stellte auf den Ladogadünen fest, wie kräftige Winde die schützende Schneedecke ablegten und den freigelegten Sand zum Fliegen brachten. — Betr. Sandtreiben während des Winters in nördlichen Gegenden siehe SAMUELSSON (1927, S. 98—104).

Von grosser Bedeutung für den Sandflug im Winter sind ohne Zweifel die Verhältnisse im Sande beim Eintritt der Kälte. Wenn der Sand hierbei trok-

ken ist, sind auch die Möglichkeiten des Sandfluges im Winter gegeben. Ganz anders ist es dagegen, wenn der Sand im Momente des Gefrierens nass ist. Dann entsteht eine zusammenhängende Kruste von zusammengefrorenen Sandkörnern; dabei ist Sandflug so gut wie unmöglich.

Meine eigenen Erfahrungen über Sandflug im Winter betreffen Dünen, die in feuchtem Zustande von der Kälte überrascht wurden. Am 26.—27. Dez. 1930 besuchte ich die Högsand-Düne und das Flugsandfeld auf Tulludden. Der Sand war nur stellenweise mit Schnee bedeckt. Die Oberfläche der Düne war hartgefroren und nur mit Schwierigkeit konnte man ihre Sandkruste, welche eine Dicke von 15—30 cm besass, mit Hilfe des Spatens durchbrechen; unter der gefrorenen Oberfläche war der Sand locker. Nur dünne Sandstreifen, durch welche der Schnee hindurchleuchtete, waren über die Schneeflecken ausgebreitet.

Ähnliche Verhältnisse herrschten auf den Dünen von Tulludden. Die Oberfläche der in der Suprasaline gelegenen *Elymus*-Dünen war gefroren; die Dicke der zusammengebackenen Sandkruste betrug nur 5—10 cm. Die gerundeten Dünenhügel des landeinwärts gelegenen *Festuca polesica*-Gürtels zeigten gefrorene Einschnitte von Karrenrädern. Die Dicke der Oberflächenkruste betrug hier 30—40 cm und der Sand unter der Kruste war wie bei den *Elymus*-Dünen locker. Vielleicht ist die Erklärung dafür, dass die Kruste der *Festuca*- und *Elymus*-Dünen von verschiedener Dicke war, in der verschiedenen Lockerheit des Sandes in den erwähnten Dünen zu suchen.

Während auf den *Festuca*-Dünen kein Sandtreiben vorkam, sah man auf einigen *Elymus*-Dünen dünne Sandstreifen. Diese gingen von Dünen aus, deren gefrorene Oberflächenkruste von Personen, welche die Saline als Verkehrsweg benutzten, zerbrochen worden war.

## Kap. II. Die Entstehung der Dünen.

Der Wind häuft den Flugsand zu Hügeln oder Haufen auf; mit einem gewissen Vorbehalt, worüber später zu reden sein wird, nennen wir solche Flugsandwehen Dünen.

In der neueren Dünenliteratur stehen zwei Ansichten über die Entstehung der Dünen einander gegenüber. Nach der einen entwickeln sich die Dünen um Hindernisse, vor allem um Pflanzen herum, nach der zweiten entstehen sie unabhängig von solchen.

Die Wüstendünen sollen ohne Einwirkung von Hindernissen entstanden sein (SOKOLOW 1894, S. 258—259, HEDIN nach HÖGBOM 1923, S. 121, SOLGER 1910, S. 151—152, 1920, S. 172 u. a.); nach WARMING (1909, S. 25—27) trifft dies auch für die hohen pflanzenleeren Wanderdünen



(miler) Dänemarks und nach WALTHER (1927, S. 345) für die Wanderdünen im allgemeinen zu.

Dagegen ist die grosse Mehrzahl der Dünenforscher der Ansicht, dass die Küstendünen, von den Wanderdünen abgesehen, durch Zusammenwirken von Flugsand, Wind und Pflanzen entstanden sind; siehe hierüber näher z. B. REINKE (1903, S. 283—290, 1912, S. 87), WARMING (1909, S. 35 ff.), SOLGER (1910, S. 139), BRAUN (1911, S. 556), DAVIS-BRAUN (1915, S. 194), GRADMANN (1917, S. 176) und WALTHER (l. c. S. 345).

Einige Forscher wie JENTSCH (1900, S. 50—52, 121) und FOCKE (1909, S. 510—511) machen geltend, dass Pflanzen und andere Hindernisse zwar zur Entstehung der Küstendünen beitragen können, nicht aber notwendige Voraussetzungen hierfür sind. Ähnlich äussert sich LEHMANN (1918 b, S. 126), indem er darauf hinweist, dass die Ostseeküste, auch wenn ihr Vegetation fehle, doch Dünen trage.

In der Tat erwähnt BASCHIN (1903, S. 422), dass er auf einem breiten pflanzenleeren Strand auf Fanö bei kräftigem andauerndem Winde eine Reihe von bis zu 1 Meter hohen Dünen habe entstehen sehen, und HÖGBOM (1923, S. 122) hat ebenso auf Skagen auf einer ebenen Sandfläche von einigen hundert Metern Breite Dünen in statu nascendi beobachtet.

Vor allem BASCHIN (1918, 1920) und EXNER (1920, 1928) haben die Theorie aufgestellt, dass die Dünenbildung sich ohne Einwirkung von Hindernissen vollziehe. Im Anschluss an v. HELMHOLTZ' Theorie von der Entstehung der Wasserwellen hebt BASCHIN (1918, S. 50, 1920, S. 25) hervor, dass die Dünen und Rippelmarken das Ergebnis der Strömung einer Luftmasse über einer Sandfläche mit beweglichem Sande seien. EXNER, der in Laboratoriumversuchen Rippelmarken (ripple marks), d. h. mehr oder minder parallele Sandwellen mit einer Höhe von einigen Millimetern bis zu einigen Zentimetern, die die Sandfläche gekräuselt erscheinen lassen, dargestellt hat, fasst diese als embryonale Dünen auf. Sie werden nach seiner Ansicht durch Luftströmungen über einer Flugsandfläche gebildet, indem der horizontale Luftstrom entweder in einen oszillierenden übergeht (1920, S. 930) oder Schwellen erzeugt (1928 nach Ref. von LEHMANN 1929, S. 28). Dieser Ansicht schliessen sich wenigstens bezüglich gewisser Dünen CHUDEAU (1921, S. 265) und HÖRNER (1926, S. 142—143) an, von denen der letztgenannte übrigens in seiner Arbeit einige Äusserungen anderer Forscher über die Entstehung der Dünen referiert.

Gegen BASCHIN und EXNER hat sich u. a. TRIKALINOS (1928, S. 268) gewandt, welcher glaubt, dass die Dünenbildung im Anschluss an Hindernisse geschieht.

Ohne Zweifel können Dünen auf pflanzenleeren Sandflächen entstehen, aber, wenn es sich um dauernde Dünen handelt, augenscheinlich nur auf sehr weiten Sandfeldern. Denkt man sich nach BASCHIN (1903) einen Sandstrand

mit neugebildeten Dünen besetzt, so werden diese bei Veränderung der Windrichtung verwischt, oder die Dünen wandern, wenn der ursprüngliche Wind anhält, in der Richtung des Windes schnell über das Sandfeld. BASCHIN (S. 424) hat beobachtet, dass solche vegetationslosen Dünen von 22—27 cm Höhe 12,3—23,4 cm in der Stunde wandern.

Es erhebt sich dabei die Frage: in welchem Moment werden die Dünen mit Vegetation bekleidet, was typisch für die Küstendünen ist? Wenn diese bei ihrer Wanderung in Bestände von z. B. psammophilen Gräsern hineinkommen, wird ihre Vorwärtsbewegung gehemmt und ihr Zuwachs geschieht jetzt gemeinsam mit dem des Bestandes. Dass aber solche ohne Mithilfe von Pflanzen gebildeten und beweglichen Küstendünen sekundär mit Vegetation bekleidet werden könnten, gehört wohl zu den Ausnahmen.

Meine Erfahrungen, die auf den Verhältnissen der relativ kleinen Flugsandfelder an den Küsten Finnlands basieren, deuten darauf hin, dass unsere Küstendünen nicht ohne Mitwirkung der Pflanzen entstanden sind. Eine Ausnahme bilden vielleicht einige Wanderdünen, die als Randdünen an den Innenrändern der Flugsandfelder durch Sandakkumulation auf feuchter Unterlage, an Sümpfen u. dergl. gebildet sind.

Die Geologen unter den Dünenforschern haben im Gegensatz zu den Botanikern der Frage der unteren Grösse kaum Beachtung geschenkt. Die Pflanzengeographen gehen im allgemeinen mit Recht davon aus, dass eine ephemere Erscheinung, eine Sandwehe, die schnell entsteht und bald verwischt wird, nicht als Düne betrachtet werden kann. Als Dünen werden also nicht kleine Sandhöhen von geringer Beständigkeit, die vom Winde um verschiedene tote Gegenstände, um ein- oder zweijährige Pflanzen, Moose und Flechten usw. gehäuft sind, angesehen. Im Gegenteil muss eine Düne in Hinsicht auf ihre Vegetation entwicklungsfähig sein, sie muss Voraussetzungen haben ein einigermaßen hohes Alter und eine ziemlich bedeutende Grösse zu erreichen.

Es ist oft durchaus nicht leicht zu entscheiden, ob eine bewachsene Flugsandwehe lebenskräftig und entwicklungsfähig genug ist, um den Namen Düne zu verdienen. Besonders gilt das für die Dünengebiete Finnlands, die recht klein sind und deren Dünen oft niedrig und dem Umfang nach unbedeutend sein können, obgleich sie den Charakter typischer Dünen besitzen und ihre Vegetation eine deutliche Sukzession aufweist.

Streng genommen bestimmt also — wir sehen in diesem Zusammenhang von pflanzenlosen Dünen ab — die Beschaffenheit der Vegetation, ob eine Flugsandanhäufung als Düne betrachtet werden kann oder nicht. Die Sandhaufen, von denen oben gesprochen wurde und die sich um kurzlebige Pflanzen, bestimmte Kryptogamen, aber auch um vieljährige Strandpflanzen bilden, sind keine Dünen in der oben genannten Bedeutung, aber sie spielen bei der Entstehung der entwicklungskräftigen Dünen eine wichtige, ja nach

einigen Forschern (z. B. REINKE 1903, usw.) eine ausschlaggebende Rolle, indem sie die Unterlage für die eigentlichen Dünenpflanzen darstellen und von diesen übernommen und zu wirklichen Dünen weitergebildet werden.

### Kap. III. Die Dünenpflanzen und die Dünenvegetation

Wie sich aus dem vorigen ergibt, dürften unsere Küstendünen, von gewissen hohen Randdünen abgesehen, im allgemeinen mit Hilfe von Pflanzen aufgebaut sein. Unsere dünenbauenden Pflanzen sind gering an Zahl. Als Dünenbauer ersten Ranges in Finnland können *Elymus arenarius*, *Ammophila arenaria*, die jedoch nur in zwei von den Dünengebieten des Landes auftritt und in einem derselben ausserdem neulich erst angepflanzt ist, *Festuca polesica* und *Festuca rubra* v. *arenaria* angesehen werden. Es sind also nur drei mehr oder minder typische Sandpflanzen, wenn wir die seltene *Ammophila* unberücksichtigt lassen, in höherem Grade als andere Pflanzen mit Eigenschaften ausgerüstet, die ihnen einerseits gestatten Flugsand zu fangen und zu binden, andererseits es ihnen ermöglichen Übersandung nicht nur zu ertragen sondern hierdurch sogar zu intensiverem Zuwachs angeregt zu werden.

Als Dünenbauer zweiten Ranges auf unseren Dünengebieten können *Calamagrostis epigejos*, *Festuca ovina*, *Carex arenaria*, *Salix repens* und *Empetrum nigrum* angesehen werden. Diese Pflanzen vermögen nicht in demselben Grade wie die vorigen den Sandflug zu ertragen, aber sie können in einer den Winden weniger ausgesetzten Lage den Sand einfangen und Dünen aufbauen.

Eine besondere Rolle spielen in Finnland gewisse Ufer- und andere auf feuchtem Boden wachsende Pflanzen, indem sie auf den Flugsandfeldern embryonale Dünen (siehe unten) bauen. Dazu gehören vor allem *Agrostis stolonifera*, *Agropyron repens* und *Honckenya peploides*.

Schliesslich müssen in diesem Zusammenhang einige Sträucher und Bäume wie Erlen, Birken, Weiden, die Traubenkirsche u. a. genannt werden, die als zufällige Dünenbauer auftreten. Wenn diese auf verschiedenartigen Standorten neben den Flugsandfeldern wachsen, können sie vom Flugsand eingeweht werden und diesen zu Dünen binden.

WARMING (1909, S. 50) weist auf die denkwürdige Übereinstimmung hin, die in der Zusammensetzung der Dünenvegetation in verschiedenen Gegenden der Erde herrscht. So bestehen nach COWLES (1899, 1901) die typischen Dünengräser am Michigansee aus *Ammophila*-, *Elymus*-, *Calamagrostis*- und *Triticum*-Arten. ST. JOHN (1921) erwähnt unter anderen Dünenpflanzen aus Sable Island E von Nova Scotia eine *Ammophila*-Art und *Empetrum nigrum*, JÓNSSON (1895) von E-Island *Elymus arenarius*, *Festuca rubra* v. *arenaria*,



*Honckenya peploides*, *Juncus balticus* u. a., von S-Island (1906) auch *Equisetum arvense*, OSTENFELD (1908) von den Färöern *Ammophila arenaria*, *Elymus arenarius*, *Agrostis stolonifera*, *Agropyron repens*. Von den Dünenpflanzen an der Küste Algeriens nennt GRADMANN (1917) *Ammophila arenaria*, BÖRGESSEN (1897—1898) erwähnt *Salsola kali* von den Dünen in Südspanien und (1924) den Kanarischen Inseln. COCKAYNE (1928) zählt unter anderen Dünenpflanzen in Neu-Seeland auch einige *Festuca*- und *Carex*-Arten auf. — Über Dünen und Dünenpflanzen in Europa siehe WARMING-GRAEBNER 1932, Kap. 98, über solche ausserhalb Europas Kap. 99.

Von wichtigen Dünengräsern, die auf den Küsten der Ost-, Nordsee und des Atlantischen Ozeans vorkommen, fehlen bei uns *Triticum junceum*, *Corynephorus canescens* und im grossen und ganzen auch *Ammophila arenaria*. Die *Ammophila*-Art wird auf unseren Küsten durch *Elymus*, *Corynephorus* durch *Festuca polesica* und *Triticum junceum* in gewisser Hinsicht durch *Agrostis stolonifera* ersetzt.

Die Dünenpflanzen bauen Dünen auf, die in der pflanzengeographischen Literatur *weisse Dünen* genannt werden. Sie erhalten nämlich ihr Farbengepräge nicht von der noch lichten Vegetation, sondern von dem hellen (weissen) Sand, der zwischen den Pflanzen hervorleuchtet. Dieser Dünentyp stellt mit Rücksicht auf die Vegetation indessen nur ein Entwicklungsstadium, eine Reihe in ihrer Sukzession dar, die in normalen Verhältnissen in charakteristischer Richtung fortschreitet. Die offenen Flecken zwischen den Pflanzen werden mit der Zeit immer kleiner, teils infolge der Verjüngung der vorhandenen Pflanzen, teils weil gewisse Phanerogamen und, was bedeutungsvoller ist, Moose nebst Flechten in der primären Pflanzendecke der Dünen erscheinen, welche die Zusammensetzung der Vegetation verändern und diese allmählich geschlossen machen. Der Sand, der kaum mehr sichtbar ist, kann jetzt nicht mehr die Farbe der Dünen bestimmen; diese erhalten jetzt ihr Farbengepräge von der Vegetation, in welcher der graue Farbton der Moose und Flechten, der verwelkten Sprosse der Gräser und Kräuter vorherrscht. Die Düne ist in eine *graue Düne* übergegangen. Hiermit ist die Entwicklung der Vegetation auf unseren Dünen in gewöhnlichen Fällen noch nicht beendet: auf den grauen Dünen wachsen Bäume und zwar Kiefern, womit das Endstadium, die Walddüne, erreicht ist. Dieser Dünentyp wird bisweilen »schwarze Düne« genannt.

In seinem Werke über die Vegetationsverhältnisse der Dünen auf Föhr verwendet CHRISTIANSEN (1928) einen etwas anderen Einteilungsgrund der bewachsenen Dünen. Auch REGEL (1928), der in seiner Klassifizierung der Pflanzengesellschaften der Sandböden die Vegetation der Dünen einbegreift, gibt eine neue Einteilung der Pflanzengesellschaften der Sandböden. — Im folgenden wird indessen die herkömmliche Einteilung der Dünen benutzt.

KEILHACK (1914) hat in der Dünenliteratur eine auf geologischer Grundlage fussende Einteilung der Dünen, die in diesem Zusammenhange erwähnt zu werden verdient, eingeführt. Mit Rücksicht auf den Grad der Verwitterung, den der Sand in den Dünen erfahren hat, unterscheidet er »Weiss-«, »Gelb-« und »Braundünen«. Die Weissdünen, die junge Bildungen sind, bestehen aus minimal verwittertem Sande von heller Farbe; diesem Typ gehören unsere weissen und grauen Dünen an. In KEILHACKS Gelbdünen hat die Verwitterung eine Gelbfärbung der unter dem Bleichsande gelegenen Sandkörner herbeigeführt, während in den Braundünen durch die ausgelaugten Salze ein gelbbraun-dunkelbrauner Farbton hervorgerufen wird. Diese Dünen sind alt und gewöhnlich bewaldet. — Siehe hierüber auch LEHMANN (1918, c).

## II. Die Sukzession der Dünenvegetation.

### Kap. I. Die Marschvegetation.

Innerhalb gewisser Dünengebiete oder mit diesen im Zusammenhang stehend finden sich grössere oder kleinere horizontale Sandfelder, eine Art Sandmarschen, deren Sand anfänglich abwechselnd von den Meereswellen — am häufigsten bei Sturm und Hochwasser — und dem Wind, später überwiegend durch den letztgenannten in Bewegung gesetzt wird. Der Sand ist dann von verschiedenen Pflanzen, besonders Gräsern aufgefangen und gebunden worden. An unseren Küsten, wo ja die säkulare Landhebung wirksam ist, werden die Sandfelder allmählich gehoben und liegen schliesslich über dem Wirkungsbereich der Wellen, die Sandmarschen gehen nach und nach in Flugsandfelder über. Die Vegetation, die zu der Entstehung der Marsch beigetragen hat, wird dann von Dünenpflanzen ersetzt, wobei jedoch oft Relikte aus dem Marschstadium zurückbleiben.

Eine solche typische Sandmarschbildung sieht man am Bottnischen Meerbusen, wo die Küste so seicht und die Landhebung so bedeutend ist, dass ständig neues Marschland neben denjenigen, welches schon in Flugsandfelder übergegangen ist oder im Begriff steht in solche überzugehen, entsteht. An der Küste des Finnischen Busens wirkt dagegen die Landhebung so langsam, dass die schon vorhandenen Marschen Zeit genug gehabt haben sich mit Flugsand zu bedecken ohne dass grössere Marschflächen in Verbindung mit den Flugsandfeldern entstanden sind.

Von der Marschbildung, wie sie z. B. für die Küsten der Nordsee charakteristisch ist, die durch das Gezeitenphänomen bedingt wird, unterscheidet sich die an der Ostsee, dem Finnischen und Bottnischen Meerbusen auftretende Marsch in bezug auf die Entstehungsart.

Typische Sandmarsch in Verbindung mit Flugsandfeldern habe ich auf Ytterö, Vattaja, Tauvo und Marjaniemi, kleinere Sandmarschflecken an der Bucht Karjalaistenlahti bei Muurila und im Dünengebiet von Kalajoki angetroffen. Die charakteristischen Pflanzen auf den vier grösseren Sandmarschfeldern sind folgende:

	Ytterö	Vattaja	Tauvo	Marjaniemi
<i>Agrostis stolonifera</i> .....	+	+	+	—
<i>A. st. v. maritima</i> .....	—	—	—	+
<i>Calamagrostis neglecta</i> .....	+	+	—	—
<i>Puccinellia retroflexa</i> .....	+	—	+	+
<i>Festuca rubra</i> .....	+	+	+	+
<i>Carex Goodenowii</i> .....	+	+	+	+
<i>Juncus balticus</i> .....	+	+	+	+
<i>Salix repens</i> .....	—	+	+	—

Die grösste Rolle bei der Sandmarschbildung spielen 1) *Agrostis stolonifera*, die auf Marjaniemi durch var. *maritima* ersetzt wird, 2) *Puccinellia retroflexa*, 3) *Festuca rubra*, 4) *Juncus balticus* und 5) *Salix repens*.

### 1. *Agrostis stolonifera*.

*Agrostis stolonifera* L., Fioringras, Wene, kommt auf feuchten Wiesen in ganz Finnland an Meeres- und Seeufern usw. vor. Das Gras, für das der Name Kriechwene am Platze wäre, ist kriechend und mit langen Ausläufern versehen. Diese liegen auf der Oberfläche des Bodens, werden sie aber mit Sand bedeckt, so schlagen sie Wurzeln und können wenigstens eine Zeit im Sand wachsen. RAUNKIAER (1895—1899, S. 594) gibt an, dass die Stolonen eine Länge von 2  $\frac{1}{2}$  m erreichen können — 5-mal länger als die Ausläufer, die ich bei Dünenexemplaren gemessen habe. Betr. den Bau des Grases siehe RAUNKIAER (l. c.) und WARMING (1906, S. 166 ff.).

Mittels seiner nach allen Richtungen ausgestreckten Stolonen und einer gewissen Fähigkeit Einsandung zu ertragen baut das Fioringras niedrige kuppelförmige Dünen auf, die allmählich vergrößert und mit anderen gleichen Bildungen vereinigt werden. Mit der Zeit wird also eine von *Agrostis stolonifera* beherrschte Sandmarsch mit Flugsand bedeckt, aus dem zunächst noch die Enden des Grases hervorragen, welche aber schliesslich auch im Sand begraben werden.

Auf feuchten und einigermaßen geschützten Sandufern spielt nach WARMING (l. c., S. 78) die Kriechwene in Dänemark eine bedeutende Rolle bei der Marschbildung.

Wie oben hervorgehoben wurde, wird *Agrostis stolonifera* auf der Verlandungsfläche bei Marjaniemi durch die Varietät *maritima* Koch ersetzt; das Gras kommt auch auf dem Flugsandufer an der Bucht Karjalaistenlahti bei Muurila vor. Im Gegensatz zu der Hauptart, die auf den drei obengenannten Flugsandfeldern eine Vegetation bildet, zu der auch viele andere Pflanzenarten gehören, tritt die v. *maritima* in reinen Gürteln von recht grosser Ausdehnung auf. DARBISHIRE (1924) erwähnt das Gras von Dünentälern an der Westküste Englands.

In den beiden genannten Flugsandgebieten hatte *Agrostis stolonifera* v. *maritima* Dünen, welche zu Hunderten nebeneinander auftraten, aufgebaut. Die Dünen waren in dem Dünengebiet von Marjaniemi in dem näher nach dem Meere zu gelegenen Abschnitt des Flugsandfeldes voneinander isoliert; landeinwärts waren sie in parallele, etwa 40—50 m lange Sehnen, rechtwinklich gegen die Richtung des herrschenden Windes ausgezogen. Noch weiter landeinwärts schliesslich waren die Flugsandsehnen miteinander vereinigt: auch in den »Tälern« zwischen den Sehnen bleibt nämlich Sand zurück, der von den Ausläufern des Grasses über- und durchwachsen war. So entstand ein welliges Feld mit ca.  $\frac{1}{2}$  m hohen Dünen, eine wirkliche Dünenlandschaft im kleinen (Abb. 7).

## 2. *Puccinellia retroflexa*.

*Puccinellia retroflexa* HOLMB., Rispengras, welches in grösserem Umfang auf dem Flugsandfelde von Marjaniemi und Tauvo vorkommt, ist nur auf dem letztgenannten bei der Marschbildung von Bedeutung. Das niedrige Rasengras findet man längs der ganzen Küste, wo es auf den Meeresufern wächst. Ausläufer fehlen, aber die Pflanze ist doch ein Marschbildner von recht grosser Bedeutung.

Auf der Verlandungsfläche von Tauvo bildet *Puccinellia retroflexa* einen Gürtel von 600 m Breite; in derselben Zone kommen auch Sandalgen vor. Die Verlandungsfläche, deren grösster Teil aus typischer Sandmarsch besteht, ist ganz eben und weist eine unmerkliche Steigung landeinwärts auf. Die Grenze zwischen Land und Meer ist hier kaum anzugeben, da sie fast jeden Augenblick bei der geringsten Veränderung der Windstärke und der hierdurch verursachten Wellenbewegung verändert wird. Diese Verlandungsfläche stellt — wie WARMING (1903, S. 72) von der grossen Sandebene Skallingen im westlichen Dänemark sagt — »einen enormen Meeresboden ohne Meer« dar.

Auf dem näher nach dem Meere zu gelegenen Teile der ebenen Fläche kamen einige voneinander isolierte *Puccinellia*-Dünen vor, deren helle Farbe scharf gegen die dunkle Unterlage des feuchten Sandes, auf welchem sie standen, kontrastierte. Die Dünen hatten die Form niedriger Kegel; aus ihren



Spitzen ragten die zentralen Halme des Rasens hervor, während die periphere gelegenen Halme über die Dünenseiten gebogen waren und stellenweise den Boden erreichten, über welchen sie dann fortwuchsen. Die Länge der letztgenannten Sprosse war 20—25 cm. Landeinwärts waren die Dünen zu breiten, langen, 40—50 cm hohen miteinander parallelen Strängen vereinigt, die rechtwinklich gegen den herrschenden Meereswind angeordnet waren. Schliesslich waren weiter landeinwärts die Flugsandstränge selbst vereinigt und ein gewelltes Flugsandfeld entstanden. — In gewissem Sinne erinnert diese Art von Marsch- und Dünenbildung an diejenige, bei der *Puccinellia maritima* die Hauptrolle spielt und die von WARMING (1906, S. 161—166) beschrieben wurde.

### 3. *Juncus balticus*.

*Juncus balticus* WD., Baltische Binse, gehört eigentlich der Vegetation des feuchten Ufers an und ist besonders auf der Küste Österbottens verbreitet. Betr. die Standorten dieser Art teilt LEIVISKÄ (1909, S. 191) mit, dass sie Sand- und Schuttufer usw. und gegen das Meer sich abdachenden Boden aufsuche; sehr häufig ist die Pflanze auf sandigen Stellen der Uferwiesen.

*Juncus balticus* ist eine ausdauernde Pflanze; der Einsandung ausgesetzt, baut sie Dünen auf, in denen sie lange zu leben vermag.

Die Baltische Binse tritt in vielen Ländern auf und wird von verschiedenen Forschern erwähnt. So berichtet SWELLENGREBEL (1905, S. 188) von ihrem Auftreten in Dünentälern innerhalb der niederländischen Dünengebiete. In Dänemark ist diese *Juncus*-Art auf Dünen (RAUNKIAER l. c., S. 391), Sandmarschen, nassen Uferflächen, in Dünentälern usw. angetroffen (WARMING 1897—1898, S. 97, 1906, S. 169, 1909, S. 331, 171). GRAEBNER (1910, S. 244) und WANGERIN (1921, S. 368) erwähnen die Pflanze von Dünentälern in Deutschland, und PREUSS (1912, S. 94) führt an, dass sie die Charakterpflanze der feuchten Sandflächen der Dünentäler sei. Auf den Küsten Kurlands kommt *Juncus balticus* nach KLINGE (1886, S. 88) zerstreut auf den Dünen vor; KUPFFER (1925, S. 145, 195) erwähnt sie von den Uferwiesen und feuchten Dünentälern des Ostbaltischen Gebiets, und EKLUND (1928, S. 202) hat sie auf N- und W-Dagö, wo sie in Dünentälern und im feuchten Dünensande wuchs, angetroffen. Diese Pflanze wächst ausserdem nach WATERMANN (1922, S. 17) in feuchten Dünentälern am Michigansee, während KENOVER (1928, S. 220) die Binse auf Küstendünen in denselben Gegenden gefunden hat.

In Finnland ist *Juncus balticus* häufiger auf Marschboden als in Dünentälern. Bei der Marschbildung spielt die Pflanze auf den Verlandungsflächen von Tauvo und Vattaja eine Rolle; auf den Flugsandfeldern auf Ytterö und

Marjaniemi kommt sie nur zerstreut vor und ist in obengenannter Hinsicht ohne Bedeutung.

Neben *Salix repens* ist *Juncus balticus* der beste Dünenbauer von allen Marschpflanzen in Finnland. Seine Rhizome sind lang und kräftig, verzweigen sich im Sande und binden mit Hilfe seiner langen und starken Wurzeln den Flugsand, der von den Stengeln zurückgehalten wurde. Die letztgenannten, die steif und widerstandskräftig gegen den Wind sind, wachsen in dichten, regelmässigen Reihen und bilden ein festes Gitter, um und besonders hinter welchem der Flugsand abgelagert wird. Wenn, wie auf Vattaja und Tauvo, mehrere Individuen oder Gruppen von *Juncus balticus* nebeneinander wachsen, entstehen Dünen von ziemlicher Höhe; die höchste, die ich festgestellt habe, auf dem Flugsandfeld von Tauvo, war 60 cm hoch (Abb. 9).

#### 4. *Salix repens*.

*Salix repens* L., Kriechweide, die in unseren Verlandungsgebieten eine wichtige Rolle bei der Anhäufung des Flugsandes spielt, wird am besten im Zusammenhang mit den Strauchdünen behandelt.

#### 5. *Festuca rubra*.

*Festuca rubra* L., Rotschwingel, ist ein in ganz Finnland häufiges Gras, das auf den verschiedensten Standorten: trockenen und feuchten Wiesen, Meeres- und Seeufern, trockenen Anhöhen usw. vorkommt. Wir können als Standorte hinzufügen: Sandmarsch und aus dieser entwickelte Flugsandfelder.

In der Dünenliteratur wird das Gras von MENZ (1900, S. 81), der es u. a. auf festerem Boden innerhalb *Juncus*-Wiesen angetroffen hat, von WARMING (1906, S. 169), der es auf Sandmarschen fand, die von *Agrostis stolonifera* gegründet sind, von RAUNKIAER (1930, S. 244—256) u. a. erwähnt. Die Morphologie des Rotschwingels ist von RESVOLL (1906, S. 248—255), WARMING (1909, S. 289) u. a., seine Anatomie u. a. von WARMING (l. c., S. 279) behandelt worden.

Das Gras baut selten eigentliche Dünen auf. Auf Sandmarsch, die schon ein höheres Entwicklungsstadium erreicht hat, trägt der Rotschwingel in hohem Grade zur Sandablagerung und der Entstehung der Flugsandfelder bei.

WARMING (1906, S. 171) ist der Ansicht, dass *Festuca rubra* nicht zu den Pflanzen gehöre, die eine Sandmarsch gründen; später könne das Gras, wenn die Oberfläche der Marsch durch Zufuhr von Flugsand höher und trockener geworden ist, allerdings zur Entwicklung des Sandfeldes beitragen (vergl. auch NITZSCHKE 1922). Dieselben Erfahrungen wie WARMING habe auch ich gemacht. Auf Verlandungsflächen, auf denen Sandmarschbildung stattfin-

det, ist der Rotschwengel fast immer anzutreffen, aber er tritt reichlich nur auf den Teilen der Marsch auf, die weiter vom Wassersaume entfernt sind und wo sich schon reichlich Sand abgelagert hat. Dieser Sachverhalt geht aus der nachstehenden Tabelle, in der die verschiedenen Zonen nach der dominierenden Pflanzenart benannt sind, hervor.

Flugsandfeld	Saline	Suprasaline	Supralitoral
Ytterö	Sandalgen, <i>Agrostis</i> — <i>Puccinellia</i>	<i>Agrostis</i> — <i>Calamagr. neglecta</i>	<i>Festuca rubra</i>
Vattaja	Sandalgen,	<i>Agrostis</i> — <i>Calamagr. neglecta</i>	<i>Festuca rubra</i>
Tauvo	Sandalgen, <i>Puccinellia</i>	<i>Agrostis</i> — <i>Juncus balticus</i>	—
Marjaniemi	Sandalgen, <i>Puccinellia</i>	<i>Agrostis stolonifera</i> v. <i>maritima</i>	<i>Festuca rubra</i>

Die Tabelle zeigt, dass *Festuca rubra* im Supralitoral, dem trockensten und sandreichsten Teil der Verlandungsfläche, dominiert. Auf Tauvo ist dies dagegen nicht der Fall; gewiss tritt der Rotschwengel auch hier auf, aber nur zerstreut und er bildet hier keine Zone. Die Ebene ist sehr jung und die Sandanhaufung gering; von der Verlandungsfläche, die 1750 m breit ist, gehören 1600 m zur Saline, etwas über 100 m zur Suprasaline; das 50 m breite Supralitoral wird von einer Laubwalddüne eingenommen.

Bei geringer Sandzufuhr geht die Marsch allmählich in ein Flugsandfeld über, bei grösserer Sandzufuhr geht dieser Prozess schneller vor sich. Im Beginn der Entwicklung wird der Sand von der Marschvegetation allein gebunden, später wird sie hierbei von Dünenpflanzen, besonders *Festuca rubra* v. *arenaria* und *Elymus* unterstützt. Diese Prozesse können auch nebeneinander vor sich gehen. Auf Vattaja war der landeinwärts gelegene Teil der Marsch in ein Flugsandfeld mit nur wenig Sand übergegangen; die meisten der ursprünglichen Pflanzen konnte man im Flugsande noch wahrnehmen. Anders verhielt es sich mit dem zweiten, näher dem Meere zu gelegenen Teil der Verlandungsfläche. In der letzten Zeit war die Sandzufuhr ungewöhnlich gross geworden; erhebliche Mengen Sand lagen in der Saline und breiteten sich auch landeinwärts aus. Dem Sand war *Elymus* gefolgt. Das Gras hatte in der Suprasaline ca. 1 m hohe Dünen gebaut, unter denen die Marschpflanzen begraben waren.

Den Übergang einer *Festuca rubra*-Marsch in ein Flugsandfeld erwähnt Focke (1909, S. 511) von Wangeroo, wo *Ammophila arenaria* dieselbe Rolle spielt wie *Elymus* in dem obenerwähnten Falle aus Finnland. — WADHAM

## Die Marschpflanzen.

	Ytterö	Vattaja	Siikajoki	Hailuoto
Sandalgen .....	+	—	+	+
<i>Inocybe</i> sp. ....	—	—	+	—
<i>Lycoperdon pyriforme</i> .....	—	—	+	—
<i>Bryum</i> sp. ....	—	—	—	+
<i>Agrostis stolonifera</i> H .....	+	+	+	—
<i>A. st.</i> v. <i>maritima</i> H .....	—	—	—	+
<i>Calamagrostis neglecta</i> G .....	+	+	—	—
<i>Deschampsia bottnica</i> H .....	—	—	+	—
<i>Poa compressa</i> G .....	—	+	—	—
<i>Puccinellia retroflexa</i> H .....	+	—	+	+
<i>P. phryganodes</i> H .....	—	—	+	—
<i>Festuca rubra</i> H .....	+	+	+	—
<i>F. r.</i> v. <i>arenaria</i> H .....	+	+	+	—
<i>Elymus arenarius</i> G .....	+	+	+	—
<i>Scirpus uniglumis</i> H .....	+	—	—	+
<i>Carex Goodenowii</i> G .....	+	+	+	—
<i>Juncus balticus</i> G .....	+	+	+	+
<i>J. filiformis</i> G .....	+	—	—	—
<i>J. lampocarpus</i> H .....	+	—	—	—
<i>J. Gerardi</i> G .....	+	—	—	—
<i>Rumex acetosa</i> H .....	—	—	—	+
<i>R. acetosella</i> H .....	—	+	+	+
<i>Polygonum heterophyllum</i> Th .....	—	—	+	—
<i>P. h.</i> v. <i>litorale</i> Th .....	—	—	—	+
<i>Honckenya peploides</i> H .....	+	+	+	+
<i>Sagina nodosa</i> H .....	—	—	+	—
<i>S. procumbens</i> Th .....	—	—	—	+
<i>Spergula arvensis</i> Th .....	—	—	—	+
<i>Parnassia palustris</i> H .....	—	—	+	—
<i>Potentilla anserina</i> H .....	+	—	—	+
<i>Plantago maritima</i> H .....	+	—	—	+
<i>Gnaphalium uliginosum</i> Th .....	—	—	—	+
<i>Leontodon autumnalis</i> H .....	—	—	—	+
<i>Salix repens</i> Ch .....	—	+	+	—
<i>S. phylicifolia</i> N .....	—	—	+ <sup>1</sup>	—
<i>Betula verrucosa</i> N .....	—	—	+ <sup>1</sup>	—
<i>Alnus incana</i> N .....	—	—	+ <sup>1</sup>	—

<sup>1)</sup> Keimlinge.



(1920, S. 232—238) verfolgt die Entwicklung der Marschvegetation im Dünengebiet von Holme-Next-The-Sea (Norfolk, E-England).

Das biologische Spektrum (nach RAUNKIAER 1905, 1906, 1914) der phanerogamen Vegetation geht aus der folgenden Tabelle hervor.

	N	Ch	H	G	Th
Anzahl der Arten	3	1	17	7	5
Prozentuale Verteilung	9.1	3.0	51.5	21.2	15.2

## Kap. II. Die Vegetation der embryonalen Dünen.

Unter embryonalen Dünen verstehe ich im Anschluss an COWLES (1899) Flugsandhöhen, die in der Regel von Uferpflanzen aufgebaut sind und deren Bedeutung darin liegt, dass sie als Ausgangsstellen für die Dünenbauwirksamkeit der Psammophyten dienen können. Entsprechende Dünenbildungen werden von deutschen Forschern meist »primäre Dünen« oder »Miniaturdünen« genannt, in der englischen und amerikanischen Dünenliteratur nach COWLES als »embryonic dunes« bezeichnet — ein Ausdruck, den übrigens auch WARMING—GRAEBNER (1918, 1932), HÖRNER (1926) u. a. gebrauchen.

Auf den von mir untersuchten Flugsandfeldern werden die embryonalen Dünen gewöhnlich von mehrjährigen, in Ausnahmefällen von einjährigen Pflanzen aufgebaut. Es liegt in der Natur der Sache, dass die embryonalen Dünen auf den näher am Wasser gelegenen Partien der Flugsandfelder, gewöhnlich auf dem Litoral, entstehen; sie kommen jedoch auch in gewissen Depressionen innerhalb der Dünengebiete vor.

### A. Die Saline.

Gewöhnlich ist die Saline auf den von mir behandelten Flugsandfeldern unbewachsen. Auf diesem Ufergürtel, der bei Hochwasser und starkem Winde überspült wird, bestehen im allgemeinen keine Möglichkeiten für die Entstehung einer Vegetation. In gewöhnlichen Fällen schwimmen die Wellen auf der Saline befindliche Diasporen der Pflanzen weg. Nur auf gewissen Küstenstrecken, die durch Landspitzen gegen Winde und stärkere Wellen geschützt werden, kann die Saline eine lichte Vegetation aufweisen.

Reicher ist die Vegetation, wenn sie auf Tangwällen wächst. Schon die Fähigkeit des abgelagerten Tangs von den Wellen, vielleicht auch vom Winde mitgeführte Diasporen festzuhalten, verursacht, dass die Vegetation auf den Tangwällen hinsichtlich des Art- und Individuenreichtums in hohem Grade diejenige auf den übrigen pflanzenführenden Teilen der Saline übertrifft; dazu trägt auch die eigenartige Bodenbeschaffenheit des Tangs bei.

Die folgende Artenliste enthält die auf dem Tang vorkommenden Pflanzen. Die Zusammensetzung der Tangvegetation stimmt mit derselben Vegetation verschiedener Küstenstrecken unseres Landes überein, die von HÄYRÉN (1914), SKOTTSBERG (1907), EKLUND (1921, 1924 usw.), OLSONI (1927) u. a. beschrieben worden ist.

Indessen kommen die Pflanzen der Saline nicht in die Lage Dünen zu bauen; die Sandhaufen, die sie um sich sammeln können, werden leicht von den Wellen verwischt. Auf sehr weiten Salinen, wie auf den Küsten Österbottens, nehmen die Pflanzen jedoch an der Marschbildung, die früher (Kap. I) erwähnt wurde, teil.

*Die Pflanzen der salinen Tangbänke.*

	Seiskari	Lavan- saari	Hangö- udd
<i>Agrostis stolonifera</i> H .....	+	+	+
<i>Agropyron repens</i> G .....	+	+	+
<i>A. r. v. glaucum</i> G .....	+	+	—
<i>Elymus arenarius</i> G .....	+	—	+
<i>Scirpus acicularis</i> HH' .....	—	—	+
<i>Juncus bufonius</i> Th .....	—	—	+
<i>Equisetum arvense</i> G .....	—	—	+
<i>Triglochin palustris</i> H .....	—	—	+
<i>Rumex crispus</i> H .....	—	—	+
<i>R. acetosella</i> H .....	—	+	—
<i>Polygonum tomentosum</i> Th .....	+	—	+
<i>P. t. f. incanum</i> Th .....	+	—	+
<i>P. minus</i> Th .....	—	+	—
<i>P. hydropiper</i> Th .....	—	—	+
<i>P. heterophyllum</i> f. <i>litorale</i> Th .....	+	+	+
<i>Chenopodium rubrum</i> Th .....	—	+	—
<i>Atriplex prostratum</i> Th .....	+	+	—
<i>A. litorale</i> v. <i>serratum</i> Th .....	—	—	+
<i>Salsola kali</i> Th .....	+	+	—
<i>Honckenya peploides</i> H .....	+	—	+
<i>Sagina procumbens</i> Th .....	—	—	+
<i>Isatis tinctoria</i> H .....	—	—	+
<i>Cakile maritima</i> Th .....	+	—	+
<i>Potentilla anserina</i> H .....	—	—	+
<i>Galeopsis bifida</i> Th .....	—	—	+
<i>Solanum nigrum</i> Th .....	—	+	—
<i>Cirsium arvense</i> H .....	—	—	+
<i>Senecio viscosus</i> Th .....	—	+	—
<i>Gnaphalium uliginosum</i> Th .....	—	—	+
<i>Leontodon autumnalis</i> H .....	—	+	—

Das biologische Spektrum hat folgendes Aussehen:

	HH	H	G	Th
Anzahl der Arten	1	9	4	16
Prozentuale Verteilung	3.3	30.0	13.3	53.4

Die einjährigen Pflanzen machen mehr als die Hälfte der Gesamtzahl aus.

### B. Die Suprasaline.

Auch in der Suprasaline kommt die reichste und üppigste Vegetation auf den Tangwällen vor. In der Regel sind diese älter und in höherem Grade metamorphosiert als die der Saline. In weiterem Abstand vom Meere gelegen, werden sie unter normalen Verhältnissen nicht vom Wellenschlag erreicht, wenn sie auch von Hochwasser und Sturmwellen betroffen werden können. Der Tang der Suprasaline wird relativ schnell eingesandet und bildet mit der Zeit kompakte, einige Dezimeter über dem Sande liegende Wälle, die aus mehr oder weniger zerteiltem (siehe HOLMGREN 1921, S. 49), mit Sand gemischtem Tang unter einer dünneren oder dickeren Sandschicht bestehen.

Die Pflanzen der Suprasaline sind in die Artenliste (S. 41—42) aufgenommen. Die Vegetation des Gürtels stimmt zunächst mit jener der anderen tangführenden Küsten in unserem Lande ziemlich gut überein. Mit der Zeit erhält indes die Tangvegetation auf der Suprasaline der Dünenküsten ein immer stärkeres Sondergepräge, weil die Sandzufuhr die Uferpflanzen ausmerzt und das Auftreten der Psammophyten befördert.

Diese Veränderung in der Vegetation geschieht in Zusammenhang mit der Entstehung der embryonalen Dünen und deren Übergang in weisse. Die Pflanzen der Suprasaline, welche auf den von mir untersuchten Flugsandfeldern in der erwähnten Hinsicht die Hauptrolle spielen, sind *Salsola kali*, *Carex Goodenowii*, *Agrostis stolonifera*, *Honckenya peploides* und *Agropyron repens* bzw. v. *glaucum*.

#### 1. *Salsola kali*.

*Salsola kali* L., Salzkraut, ist die einzige einjährige Pflanze, die nach meinen Feststellungen embryonale Dünen baut. Das an Meeresufern wachsende Kraut hat in Finnland eine südliche Verbreitung und kommt in recht grosser Menge auf dem Litoral mehrerer unserer Flugsandgebiete vor. So wächst es auf Lavansaari, wo es typische Dünenbildungen hervorgerufen hat. Bei meinem Besuche im Juli 1926 fand ich dort auf dem Südufer von Hiekkataipale von *Salsola* gegründete Dünen, die mindestens 2-jährig waren. Die Dünen, deren Anzahl ca. 50 betrug, fanden sich auf einer Tangfläche von ca. 150 m Breite.

Die grössten Dünen, die eine runde-ovale Form besaßen, waren 45 cm hoch, ihre Längsachse hatte eine Ausdehnung von 90—100 cm. Ein Profil durch eine der Dünen zeigt folgende Verhältnisse: die Wurzeln der *Salsola*-Individuen waren durch die Düne in den darunterliegenden Tang hinein gewachsen. Die Düne war von 2 *Salsola*-Generationen, der diesjährigen und der des vorigen Jahrs durchwachsen. Die Individuen der älteren Generation waren selbstverständlich verwelkt, sie waren aber steif und hart; ihre Höhe über der Oberfläche der Düne betrug 20—25 cm. Die frischen *Salsola*-Exemplare hatten Mitte Juli die Höhe der vorjährigen Stämme noch nicht erreicht. — Von den Dünen bei Las Palmas (Kanarische Inseln) erwähnt BÖRGESSEN (1924, S. 293) dichte und hohe *Salsola kali*-Bestände, die aus Exemplaren eines früheren Jahres bestanden; zwischen den verwelkten Individuen war während des letzten Jahrs eine neue Generation aufgewachsen.

Die *Salsola*-Dünen auf Lavansaari wurden von den dichtstehenden Stengeln zusammengehalten und waren so besonders widerstandsfähig. Die Stengel waren beinahe unverzweigt; ältere Individuen, welche in den Dünen dicht wuchsen, hatten nur kurze Zweige von 1 cm Länge. Die im Flugsande ausserhalb der Dünen isoliert wachsenden *Salsola*-Individuen hatten dagegen ca. 1 dm lange Zweige. Die Bedeutung der vorjährigen Generation für den Bestand der *Salsola*-Dünen ist augenscheinlich sehr gross. Besonders muss sie im Frühling entscheidend sein, bevor die folgende Generation aufgewachsen ist und den Dünen Stütze zu geben vermag. Man kann sich auch leicht vorstellen, dass mehrere *Salsola*-Generationen innerhalb derselben Düne aufeinander folgen können.

PREUSS (1912, S. 52) erwähnt, dass *Salsola kali* auf der deutschen Ostseeküste als Erbauer von »Miniaturdünen« angetroffen werde, REINKE (1912, S. 87) berichtet, dass es am Ufer zwischen Memel und der früheren russischen Grenze »Primärdünen« bauend vorkomme, und auf den Sandufern von Nordseeland hat WARMING (1909, S. 36—37) *Salsola*-Dünen von  $\frac{1}{2}$  m Höhe festgestellt. MC NICOLL (1929) betrachtet *Salsola kali* als einen der Pioniere der Dünenvegetation (an der NE-Küste Schottlands?) (S. 155); die *Salsola*-Dünen sollen die Grundlage für die Dünenbauwirksamkeit von *Elymus* und *Ammophila* bilden (S. 158). — Betr. die Morphologie und Anatomie von *Salsola kali* siehe MC NICOLL (l. c., S. 148—155).

Einige Dünen auf Hiekkataipale waren reine *Salsola kali*-Bestände, die anderen zeigten Beimischung anderer Pflanzen. Die Vegetation hatte oft folgendes Aussehen:

<i>Salsola kali</i> 7	<i>Festuca polesica</i> V—VI	<i>Lathyrus maritimus</i> 1
<i>Agropyron repens</i> 1	<i>Honckenya peploides</i> 5	<i>Senecio viscosus</i> 1

Diese Dünen waren im Begriffe in weisse Dünen überzugehen.



## 2. *Carex Goodenowii*.

*Carex Goodenowii* L., die gewöhnliche Segge, ist von ungefähr gleicher Bedeutung für die Sukzession wie die obenerwähnte Pflanze. Die Segge kommt hie und da in Finnland auf den Flugsandküsten vor, wo sie bisweilen ausgeprägte embryonale Dünen aufbaut. *Carex*-Dünen von verschiedener Grösse habe ich in dem Dünengebiet auf Ytterö festgestellt. Die grössten von ihnen waren rückenförmig; sie hatten eine Höhe von 40 cm und eine Länge von 5 m. Auch auf der Karelischen Landenge habe ich *Carex Goodenowii*-Dünen gesehen, u. a. auf dem Flugsandufer zwischen Lautaranta und Tammikko, wo die Segge in der Suprasaline Dünen von bis zu 50 cm Höhe und 2—3 m Durchmesser gebaut hatte. Sie nahmen hier eine Zone von 25—35 m Breite und 100 m Länge ein.

In diesem Zusammenhang sei erwähnt, dass die Segge auf Röytänhiekkä im Supralitoral Dünen, deren Form von der vorhandenen Sandmenge abhängig war, aufgebaut hatte. Die meisten derselben ähnelten kleinen Hochebenen mit flachen Kämmen und steil abfallenden Seiten; ihre Peripherie war mehr oder weniger kreisförmig. Die Dünen, deren Höhe 15—20 cm und Durchmesser 40—50 cm betrug, waren ausserordentlich fest. Die gewöhnliche Segge hat nämlich wie gewisse Gräser die Fähigkeit, wenn sie periodisch übersandet wird, in Etagen zu wachsen, so dass eine *Carex Goodenowii*-Düne ganz von den Wurzeln und Sprossen der Pflanze durchzogen sein kann. Die Sprosse wuchsen aus den schief aufwärts gerichteten Rhizomen hervor und waren kreisförmig um den Hauptspross herum angeordnet. Jeder Spross hatte die Form eines dichten Büschels angenommen und aus diesen wuchsen wiederum neue büschelförmige Sprosse zentrifugal hervor. So werden die Seggenindividuen ungewöhnlich gross — wahrscheinlich ist jede Düne von einem einzigen *Carex*-Individuum aufgebaut worden — und die Dünen selbst sind sehr kompakt. Einige der plateauförmigen Dünen auf Röytänhiekkä hatten durch Zufuhr von Flugsand zu den Dünenkämmen Rückenform erhalten. Der Höhenzuwachs der Segge neben der Sandzufuhr hatte ausserdem eine Kuppel- oder Kopfform hervorgerufen; solche gerundete Dünen waren 30—35 cm hoch. In diesen relativ hohen Dünen war die Pflanze in der Regel tot; ihre Verbindung mit dem Grundwasser war im allgemeinen aufgehoben; der Sand in den Dünen war, wie auf Röytänhiekkä überhaupt, zu grob um Feuchtigkeit in grösseren Mengen festhalten zu können.

Während die meisten *Carex*-Dünen auf Röytänhiekkä rein waren, war in anderen *Elymus* beigemischt; typisch war in letzterem Falle: *Carex* 7 (die Sprosse), *Elymus* 1. Einige der *Carex*-Dünen auf der Karelischen Landenge wiesen neben der Hauptpflanze auch *Festuca rubra* v. *arenaria* 2—3 auf.

3. *Agrostis stolonifera*.

Auch *Agrostis stolonifera* spielt keine bedeutende Rolle bei der Entwicklung der Vegetation auf unseren Flugsandfeldern. Ziemlich ausgedehnte Fioringrasdünen habe ich im Dünengebiet von Ytterö angetroffen, wo sie in grosser Anzahl an der Grenze der Sandmarsch vorkamen. Das Gras, dessen lange Ausläufer über die Sandoberfläche kriechen, besitzt nämlich eine relativ grosse Fähigkeit mit den Stolonen Sand einzufangen und Dünen zu bauen. Ist die Sandzufuhr gering, so kann das Gras ohne Schwierigkeit mit dem Sande gleichen Schritt halten; die *Agrostis*-Dünen werden dann kegelförmig und die Halme des Grases schiessen aus der Spitze des Dünenkegels hervor. Die eingesandeten Ausläufer biegen ihre Enden aufwärts, wachsen in dieser Richtung weiter und treten gewöhnlich aus den Flanken der Düne hervor. In Dünen, bei denen die Sandzufuhr mehr oder minder schon aufgehört hat, kann man die Ausläufer die Dünenseiten hinunter wachsen sehen. Solche kegelförmige Dünen sind gewöhnlich ein paar Dezimeter hoch. Ältere *Agrostis*-Dünen nehmen oft eine breite Kuppelform an; die Höhe solcher Dünen war auf Ytterö  $\frac{1}{2}$  m.

Diese embryonalen *Agrostis*-Dünen bilden eine gute Unterlage für Dünenpflanzen; auf Ytterö wuchsen in ihnen *Festuca rubra*, *F. r. v. arenaria*, *Elymus* und *Honckenya*.

WARMING (1906, S. 167, 170) erwähnt, dass *Agrostis stolonifera* in der Regel niedrige und flache »Sandhöhen« aufbaut; auf der Nordküste bei Skagen hat er solche von  $\frac{1}{2}$ —1 m Höhe angetroffen. Auch gibt er (1909, S. 38) ein Bild von einer *Agrostis*-Düne. — Auf der Westküste von Schleswig hat REINKE (1903, S. 291) von Kriechwenen aufgebaute handgrosse Sandhügel wahrgenommen, aber er glaubt, dass das Gras von keiner Bedeutung für den Dünenbau der Psammophyten sei; derselben Ansicht ist auch PREUSS (1912, S. 53). BENECKE (1930, S. 128) erwähnt dagegen, dass *Agrostis stolonifera* primäre Dünen aufbaue.

4. *Honckenya peploides*.

*Honckenya peploides* EHRH., Strandmiere, ist von weit grösserer Bedeutung als die oben genannten Pflanzen für die Entwicklung der Vegetation auf den von mir untersuchten Flugsandfeldern. Als Erbauer von embryonalen Dünen tritt das Kraut besonders auf gewissen Dünengebieten des Bottnischen Meerbusens, auf Ytterö, Tiironhiekkä und Röytänhiekkä auf; auf den Flugsandfeldern des Finnischen Meerbusens ist es als Dünenbauer unbedeutend.

Die schönste *Honckenya*-Düne, die ich gesehen habe, fand sich auf dem Flugsandfelde von Ytterö (Abb. 1). Das Kraut hatte in der Suprasaline eine

dem Wassersaume parallele, ca. 400 m lange, gut ausgeprägte, stellenweise jedoch durch Querfurchen unterbrochene, rückenförmige Düne von ungef. 20 m Breite und ca. 1 m Höhe in beinahe seiner ganzen Ausdehnung aufgebaut. Auch in der Saline auf Tiironhiekkä und Röytänhiekkä hatte *Honckenya* embryonale Dünen gebaut.

Mit Hilfe seiner blattrreichen Sprosse fängt das kriechende Kraut Flugsand auf und lässt Dünen von verschiedener Form entstehen. Mit seinen oft mehrere Meter langen Rhizomen und deren Verzweigungen, die auch eine erhebliche Länge erreichen können, und den zahlreichen dichtbeblätterten Sprossen ist *Honckenya* ein recht guter Dünenbauer, der ganz gewiss selbständig ohne Mithilfe anderer Pflanzen und bei langsamer Sandzufuhr Dünen von grosser Höhe und Ausdehnung bauen könnte.

Typisch tritt *Honckenya*, wenn sie im Litoral vorkommt, in langgestreckten, dem Wasserrande parallelen Gürteln auf. WARMING (1906, S. 98) fand auf der Westküste von Amrum die Strandmiere in einer 1 m breiten Zone, die sich 1—2 km am Ufer entlang erstreckte. Er gibt an, dass das zonenweise Erscheinen des Krauts davon abhängt, dass seine Samen von den Wellen in Reihen auf dem Ufer abgelagert werden oder dass sie dem Tange folgen, der ja auch in langen Wällen auf den Meeresufern auftritt.

Infolge seiner Fähigkeit Flugsand einzufangen und zu binden ist *Honckenya* von recht grosser Bedeutung für die Sukzession der Vegetation der Flugsandfelder. Seine Dünen werden schnell von den Dünengräsern erobert, und wenn die Sandzufuhr reichlich genug ist, entwickeln sie sich zu weissen Dünen. So war in grossen Teilen der obenerwähnten *Honckenya*-Düne *Elymus* in die Leeseite eingedrungen und hatte der Zusammensetzung der Vegetation folgendes Aussehen gegeben: *Honckenya peploides* 7—8, *Honckenya*-Keimlinge 9, *Elymus arenarius* III—IV, *Elymus*-Keimlinge 7—8.

Viele Autoren berichten von *Honckenya*-Dünen. So hat REINKE (1909, S. 61) auf Langeoog von dem Kraute erzeugte Miniaturdünen gesehen, denen er jedoch alle Bedeutung als Ausgangsstellen für entwicklungskräftige Dünen abspricht, eine Ansicht, die er indessen später korrigiert hat. Auf der Ostseeküste fand er nämlich (1912, S. 87, 92) von *Honckenya* aufgebaute,  $\frac{1}{2}$  m hohe primäre Dünen, von denen viele im Begriffe waren, von *Ammophila* und *Elymus* in weisse Dünen verwandelt zu werden. Auf die Bedeutung der Strandmiere als Dünenbauer auf Föhr wird von CHRISTIANSEN (1928, S. 54) hingewiesen, und PREUSS (1912, S. 53) unterstreicht, dass von den Pflanzen, die auf der deutschen Ostseeküste embryonale Dünen hervorrufen, die wichtigste *Honckenya* ist. Er hat 30—40 cm hohe Dünen gesehen, die von diesem Kraut aufgebaut waren. MENZ (1900, S. 68) berichtet von dünenbauender *Honckenya* auf der Westküste Dänemarks, STEVENSON (1913, S. 164) von *Honckenya*-Dünen auf der Westküste, MARSH (1915, S. 76), PEACE (1928,

S. 444), PRATT (1929, S. 158) u. a. auf der Ostküste Englands. Betr. die Anatomie des Krautes siehe WARMING (1891, S. 161), die Morphologie sowie Anatomie ERIKSON<sup>1</sup> (1896, S. 20—22), PRATT (l. c., S. 157—163).

Ausser als Erbauer embryonaler Dünen besitzt *Honckenya* mindestens auf unseren Flugsandfeldern auch eine andere Bedeutung: das Kraut kann nämlich, wie die Psammophyten unter den Gräsern, von anderen Pflanzen gebaute Dünen erobern.

Im Sommer 1926 hatte ich Gelegenheit diesen Sachverhalt auf dem Flugsandfelde von Ytterö zu studieren. Hier war *Honckenya* in von *Agrostis stolonifera* gebaute embryonale Dünen eingedrungen; durch seine Fähigkeit Flugsand zu binden, die die des Grases bedeutend übertrifft, hatte das Kraut den Höhenzuwachs der in Frage stehenden Dünen beschleunigt. Indem *Honckenya* mit dem Sande hatte Schritt halten können, war *Agrostis* ganz und gar übersandet worden. In den ca. 50 cm hohen Dünenhügeln war *Honckenya* mit der Zeit immer mehr dominierend und schliesslich scheinbar alleinherrschend geworden; durch Graben wurde indes festgestellt, dass die Kriechwene tief im Sande begraben war, wo sie sich aber trotzdem lebend erhalten hatte.

### 5. *Agropyron repens*.

*Agropyron repens* PB., Quecke, tritt auf unseren Flugsandfeldern wie *Honckenya* in langen, dem Wassersaume parallelen Gürteln auf. Wenn das zonale Auftreten des letztgenannten Krautes oft von dem Vorkommen von Tang abhängig ist, so gilt dies in weit höherem Grade von *Agropyron*. Ja, es kann in Frage gestellt werden, ob das Gras bei uns überhaupt auf Flugsandufern wächst, wo Tang bzw. anderes organisches Substrat fehlt. Nach meinen Erfahrungen ist dies nicht der Fall; auf den Dünenuffern, wo ich *Agropyron* festgestellt habe, war es auf einem Lager gewöhnlich mit Flugsand bedeckten Tanges gewachsen, der die Hauptmasse des an die betr. Ufer angetriebenen Materials darstellte.

Besonders charakteristisch war *Agropyron repens* neben v. *glaucum* auf der Ostküste von Seiskari; hier hatte das Gras einen 5—10 m breiten eingesandeten Tangwall erobert, der, nur stellenweise unterbrochen, beinahe die ganze ca. 4 km lange Küstenstrecke begleitete. Die Quecke, die auf dem Tangwall in recht grosser Dichtigkeit (7) auftrat, hatte über dem Tang ein paar Dezimeter hohe und sehr langgestreckte Dünen aufgebaut.

*Agropyron* besitzt gewisse Voraussetzungen Flugsand zu binden. Die Rhizome sind lang und biegsam, wachsen leicht durch den Sand und das Tangsubstrat und bilden durch ihre Verzweigung ein ziemlich dichtes Netzwerk im Tangwall. Doch fehlt dem Gras eine ausgesprochene Fähigkeit mit dem steigenden Sande gleichen Schritt zu halten.



Die Vegetation in der *Agropyron*-Zone auf Seiskari bestand aus: *Agropyron repens* und v. *glaucum* 6—7, *Festuca polesica* II, *Potentilla anserina* 1, *Salsola kali* 1, *Honckenya* I.

Auf dem Ufer von Hiekkataipale wuchs in einem eingesandeten Tangwall, auf dem *Agropyron* (7) dominierte, auch *Elymus* V und einige Uferpflanzen. Auf einem gleichen in der Nähe des vorigen gelegenen Standort wuchsen *Agropyron* 6—7, *Festuca rubra* v. *arenaria* 6—7 und *F. polesica* I.

Es sei darauf hingewiesen, dass PREUSS (1912, S. 55) von *Agropyron* erzeugte embryonale Dünen erwähnt, und dass das Gras auf der Westküste Englands als Dünenpflanze auftritt (STEVENSON 1913, S. 164). Betr. *Agropyron repens* siehe RAUNKIAER (1927, S. 332—338).

Wie aus dem vorigen hervorgeht, dringen in die embryonalen Dünen eine Reihe psammophytischer Gräser ein. Indem der steigende Sand die Ausbreitung derselben befördert, werden während der Sandanhäufung die primären Pflanzen allmählich verdrängt. Die in den Dünen sekundär erscheinenden Gräser sind *Festuca polesica*, *F. rubra* v. *arenaria* und *Elymus*, welche der Vegetation der weissen Dünen angehören. Mit Hilfe dieser Pflanzen geschieht die Sandanhäufung in bedeutend schnellerem Tempo als früher und die Pflanzen der embryonalen Dünen verschwinden eine nach der anderen im Sand. So kann von den primären Pflanzen am Ende nur *Honckenya* längere Zeit sich im Kampfe gegen den Sand behaupten; ja, wenn die Sandzufuhr nicht allzu intensiv ist, kann das Kraut in den weissen Dünen, die sich aus den embryonalen entwickelt haben, weiterwachsen.

Die Pflanzen der suprasalinen Tangbänke.

	Seivästö	Seiskari	Lavansaari	Hangöudd
<i>Pinus silvestris</i> (Keimlinge) Th . . . .	—	—	—	+
<i>Agrostis stolonifera</i> H . . . . .	—	+	—	+
<i>A. capillaris</i> H . . . . .	—	—	+	—
<i>Calamagrostis epigejos</i> G . . . . .	—	—	—	+
<i>Poa annua</i> Th . . . . .	—	—	—	+
<i>P. pratensis</i> G . . . . .	—	—	+	+
<i>Festuca polesica</i> H . . . . .	—	+	+	+
<i>F. rubra</i> v. <i>arenaria</i> H . . . . .	+	—	+	—
<i>Agropyron repens</i> G . . . . .	—	+	+	—
<i>A. r.</i> v. <i>glaucum</i> G . . . . .	—	+	+	—
<i>Elymus arenarius</i> G . . . . .	+	+	+	+
<i>Carex Goodenowii</i> G . . . . .	—	—	+	+
<i>C. leporina</i> H . . . . .	—	—	—	+
<i>C. arenaria</i> G . . . . .	—	—	—	+

	Seivästö	Seiskari	Lavan- saari	Hangö- udd
<i>Equisetum arvense</i> G .....	—	—	—	+
<i>Rumex crispus</i> H .....	—	—	—	+
<i>R. acetosella</i> H .....	+	—	—	+
<i>Polygonum tomentosum</i> Th .....	—	—	+	—
<i>P. t. f. incanum</i> Th .....	—	—	—	+
<i>P. heterophyllum</i> f. <i>litorale</i> Th .....	—	—	+	+
<i>P. Raji</i> H .....	+	—	—	—
<i>Chenopodium album</i> Th .....	—	—	—	+
<i>Atriplex hastatum</i> Th .....	—	—	+	+
<i>A. prostratum</i> Th .....	—	—	+	—
<i>Salsola kali</i> Th .....	—	+	+	+
<i>Honckenya peploides</i> H .....	—	+	+	—
<i>Spergula arvensis</i> Th .....	—	—	—	+
<i>Radicula palustris</i> Th .....	—	—	+	—
<i>Cakile maritima</i> Th .....	—	—	+	—
<i>Potentilla anserina</i> H .....	—	+	—	+
<i>Rubus idaeus</i> H .....	—	—	—	+
<i>Rosa villosa</i> (coll.) Ch. ....	—	—	—	+
<i>Trifolium repens</i> H .....	—	—	—	+
<i>Lathyrus maritimus</i> H .....	+	+	+	—
<i>Viola palustris</i> H .....	—	—	—	+
<i>Solanum nigrum</i> Th .....	—	—	+	—
<i>Hyoscyamus niger</i> H .....	—	—	+	—
<i>Linaria vulgaris</i> G .....	+	—	—	+
<i>Galium palustre</i> H .....	—	—	—	+
<i>Campanula rotundifolia</i> H .....	+	—	—	—
<i>Cirsium arvense</i> H .....	—	—	—	+
<i>Senecio viscosus</i> Th .....	—	—	+	—
<i>S. vulgaris</i> Th .....	—	—	+	—
<i>Leontodon autumnalis</i> H .....	—	—	+	+
<i>Taraxacum</i> sp. H .....	—	—	—	+
<i>Sonchus arvensis</i> H .....	—	—	—	+

Das biologische Spektrum der Vegetation hat folgendes Aussehen:

	Ch	H	G	Th
Anzahl der Arten	1	21	9	15
Prozentuale Verteilung	2,2	45,7	19,6	32,6

Beim Vergleich der Vegetation in den Tangwällen der Saline und der Suprasaline ergibt sich folgendes:

In den Tangwällen der Saline ist die Anzahl der Arten 30, wobei die Mehrzahl aus einjährigen Pflanzen besteht, was in der Zufälligkeit, die den Stand-

ort charakterisiert, eine Erklärung findet. Die Tangwälle der Suprasaline besitzen dagegen eine gewisse Stabilität, die sich in der grösseren Artenzahl der Hemikryptophyten widerspiegelt; auch die Geophyten-Zahl ist bedeutend.

### Kap. III. Die weissen Dünen.

Als »weisse« Dünen werden in der pflanzengeographischen Dünenliteratur Dünen definiert, deren Vegetation, hauptsächlich aus Psammophyten bestehend, licht genug ist, um den hellen Dünensand hervortreten zu lassen und der Düne so ihr Farbengepräge zu geben.

Da die Gräser meist die Vegetation der weissen Dünen bestimmen, werden diese von einigen deutschen Forschern »Grasdünen« genannt. Französische Dünenforscher bezeichnen sie oft als lebend und beweglich, »dunes vivantes«, »dunes mobiles«, die angelsächsischen gewöhnlich als tätig, wirksam, »active dunes«, aber auch als beweglich, »unstable dunes«. In diesen Fällen ist also die Beweglichkeit des Dünensandes namenbestimmend.

Zum Unterschiede von den embryonalen Dünen sind die weissen in jeder Beziehung grösser und bedeutender; das Gepräge des Zufalls, das jene charakterisiert, fehlt hier. Ihre Vegetation besitzt Möglichkeiten zu einer Entwicklung, die lange Zeitabschnitte umfassen kann.

In den weissen Dünen findet eine intensive Wechselwirkung zwischen Sand und Pflanzen statt: der akkumulierte Sand zwingt die Dünenpflanzen zu stärkerem Wachstum, zu reicherer Verzweigung in verschiedener Richtung, wodurch wiederum die Anhäufung des Flugsandes befördert wird. In den jüngeren Stadien der weissen Dünen ist, solange die Pflanzendecke noch nicht dicht ist, der Sand locker und beweglich; die Düne ist in der Tat »lebend« sowohl mit Rücksicht auf die lebenskräftige, stark wachsende Vegetation als die Bewegungsfähigkeit des Sandes, und »aktiv« mit Rücksicht auf ihre Ausbreitung. Mit zunehmendem Alter aber werden die Verhältnisse anders. Die Vegetation schliesst sich allmählich, und andere Arten (Phanerogamen) finden sich ein. Die steigende Geschlossenheit der Vegetation hat bestimmte Veränderungen im Dünensande im Gefolge. Die weisse Düne hat hiermit ein altertümliches Stadium erreicht, von dem der Übergang zur grauen Düne leicht vor sich geht.

#### A. Die Entstehung der weissen Dünen.

Auf den Küsten Finnlands treten als Erbauer der weissen Dünen die vier Gräser *Elymus arenarius*, *Festuca rubra* v. *arenaria*, *Festuca polesica* und *Amophila arenaria* auf, von denen das letztgenannte bei uns jedoch nur sehr beschränkte Verbreitung hat.

Diese Gräser sind als Erbauer von Dünen jedoch keineswegs gleichwertig. Mit *Elymus* und *Ammophila* können in dieser Hinsicht die beiden *Festuca*-Arten nicht wetteifern. Aber sie treten in grosser Ausdehnung auf vielen Flugsandfeldern Finnlands auf, wo sie *Elymus* ersetzen, weshalb ihre Bedeutung als Dünengründer nicht gering anzuschlagen ist.

Aus dem obigen folgt, dass embryonale Dünen Ausgangsstellen für weisse Dünen sein können. Eine notwendige Voraussetzung hierfür scheinen sie jedoch nicht zu sein. Manche Forscher sind auch darin einig, dass die eigentlichen Dünenpflanzen, und zwar gewisse Psammophyten, ohne Hilfe vorhergehender Dünenbildungen selbständig Dünen bilden können, eine Ansicht, der indessen von anderen Forschern widersprochen wird. So glaubt man, dass gewisse Dünenbauer, u. a. *Ammophila*, lieber den angehäuften Flugsand z. B. in den embryonalen Dünen aufsuche, als das feuchte Meeresufer, wo dagegen oft *Elymus* auftritt.

Die Frage, ob die Erbauer der weissen Dünen in der Tat embryonale Dünen als Unterlage bei dem Dünenbau nötig haben oder nicht, ist von vielen Dünenforschern behandelt worden. Bezüglich *Ammophila* hebt REINKE (1903, S. 283—284) hervor, dass mindestens auf der deutschen Ostseeküste das Gras nur einen Dünenbau fortsetzen kann, der von anderen Pflanzen, *Agropyron junceum* und (1912, S. 87) *Honckenya peploides*, begonnen ist. Indes hat WARMING (1909, S. 42) auf der dänischen Westküste und zwar auf dem feuchten Sandufer Dünen angetroffen, die von *Ammophila arenaria* begründet waren, und er ist im Gegensatz zu REINKE der Ansicht, dass das Gras nicht notwendig embryonale Dünen als Ausgangsstellen erfordere, wenn dies auch gewöhnlicher sei. Derselben Meinung wie WARMING ist auch PREUSS (1912, S. 54—55), der die deutsche Ostseeküste untersucht hat. Auf den Meeresufern des Ostbaltikums hat KUPFFER (1925, S. 193) festgestellt, dass aus Samen entstandene *Ammophila* Flugsand bindet, und NILSSON (1905, S. 319) hat dünenbauendes *Ammophila arenaria* auf den Flugsandfeldern von Fårön gesehen und erwähnt, dass sich das Gras durch Samen und vegetative Vermehrung in demselben Grade, wie das Land durch säkulare Hebung wachse, gegen das Meer zu ausbreite. Auch KÜHNHOLTZ-LORDAT (1923, S. 113—115) hat *Ammophila* auf schmalen Sandufern am Golfe du Lion primär Dünen aufbauend gesehen; auf breiten Ufern dagegen, wo ein grösserer Raum die Ausbildung mehrerer Pflanzenzonen gestattet, kann *Agropyron junceum* ganz nahe am Wassersaum Flugsand einsammeln, in dem dann *Ammophila* erscheint und den Dünenbau fortsetzt.

Meine eigenen Erfahrungen betreffs *Ammophila* beziehen sich auf die Verhältnisse im Dünengebiet von Lappvik auf Hangö-udd. Hier tritt das Gras im Supralitoral auf, wo es in einer Reihe von isolierten Beständen vorkommt, aber es wird auch in der Suprasaline angetroffen, wo es in kleineren dünen-



erzeugenden Gruppen erscheint. Ein grosser Teil der *Ammophila*-Individuen auf der Suprasaline sind aus Samen entwickelt und erscheinen ganz selbständig, ohne Verbindung durch Ausläufer mit älteren Individuen. Es muss hervorgehoben werden, dass die Suprasaline des in Frage stehenden Ufers im allgemeinen infolge einer verhältnismässig geschützten Lage dem Wellenschlag nicht ausgesetzt ist. Auch ist nach REINKE, WARMING u. a. *Ammophila* in weit höherem Grade Psammophyt als Halophyt. In dem Dünengebiet von Lappvik baut somit *Ammophila arenaria* primär Dünen auf, ein Teil derselben ist jedoch sekundär auf *Elymus*-Dünen als Unterlage entstanden.

Einen wichtigen Beitrag zur Lösung dieser Fragen bilden BENECKES (1930) Untersuchungen über das Verhalten gewisser Dünenpflanzen zum Salzwasser. Betr. *Ammophila arenaria* gibt der Forscher an, dass das Gras sehr empfindlich für Salz sei und deswegen nicht auf Ufern auftreten könne, die vom Salzwasser überspült werden (S. 137). Durch Kulturen hat er festgestellt, dass *Ammophila* nicht einmal eine 2 %-ige Meersalzlösung vertragen kann (S. 136), weshalb das Gras typisch für die weissen Dünen ist (S. 127). Versuche, die von BICKENBACH (1932, S. 362) angestellt sind, haben erwiesen, dass *Ammophila*-Pflanzen, in 3 % Kochsalzlösung kultiviert, absterben.

Selbständiger als Dünenbauer ist *Elymus arenarius*, da das Gras in der Regel ohne Hilfe anderer Pflanzen seine Dünen direkt auf dem feuchten Sandufer aufbaut; nur ausnahmsweise, eigentlich zufällig, tritt *Elymus* in embryonalen Dünen auf.

Auf unseren Flugsandufeln ist *Elymus* die wichtigste Dünenpflanze. Beträchtlich geringer ist seine Bedeutung an den südlichen und westlichen Küsten der Ostsee, an der Nordseeküste, am Atlantischen Ozean usw., wo *Ammophila* unter den Dünenpflanzen die Hauptrolle spielt. Aber auch dort kann *Elymus* von Bedeutung sein, indem das Gras Dünen gründet, die bald von *Ammophila* erobert werden (PREUSS 1912, S. 54—55, BENECKE l. c., S. 127 u. a.).

Nach dem letztgenannten Forscher ist *Elymus* im Gegensatz zu *Ammophila* wenig empfindlich für Salz, da die Pflanze Salzlösungen von 10—12 % vertragen kann (l. c., S. 136). Dass *Elymus* trotzdem auf den Dünenküsten Europas nicht von grösserer Bedeutung ist, beruht nach BENECKE darauf, dass das Gras empfindlich gegen Wind ist; seine kaum anemomorphen Blätter zwingen es die stärkeren Winden ausgesetzten Küsten zu meiden (S. 132). Auch BICKENBACH (1932, S. 362, 367) hat durch Kulturversuche die geringere Empfindlichkeit von *Elymus* gegen Salz nachgewiesen.

Eine verhältnismässig geringere Rolle spielen als Dünenbauer auf unseren Flugsandfeldern *Festuca rubra* v. *arenaria* und *F. polesica*. Doch sind die beiden Gräser in den Dünengebieten Finnlands von grösserer Bedeutung als auf den Dünenküsten anderer Länder — das letztgenannte Gras fehlt in W-Eu-

ropa. Von *Festuca rubra* v. *arenaria* erwähnt PREUSS (l. c. S. 5), dass es auf der deutschen Ostseeküste die Aufgabe habe Miniaturdünen zu bauen, überhaupt Flugsand zu fangen; WARMING (1909, S. 66) beurteilt die Bedeutung des Grases in Dänemark ähnlich. Auch REINKE (1912, S. 92) misst dem Gras als Dünenpflanze keinen grossen Wert bei; er hat es u. a. auf dem Meeresufer zwischen Memel und der früheren deutsch-russischen Grenze angetroffen, wo es embryonale Dünen aufbaute, die im Begriffe waren durch *Ammophila* und *Elymus* in weisse überführt zu werden.

Im Gegensatz zu dem Verhalten auf den Küsten Deutschlands und Dänemarks ist *Festuca rubra* v. *arenaria* in unseren Dünengebieten von ziemlich grosser Bedeutung. Zwar kommt das Gras in grösserer Ausdehnung nur in gewissen südlichen Dünengebieten vor, aber es tritt hier in recht umfassenden Beständen auf, die sich teils in der Suprasaline, teils im Supralitoral ausbreiten, wo es Dünen von grossem Umfange baut. Sekundär kann das Gras in embryonalen Dünen erscheinen.

Ungefähr denselben Wert als Dünenerbauer hat die in den Dünengebieten S-Finnlands auftretende *Festuca polesica*. Das Gras, das in den östlichen Teilen Europas vorkommt, wird in der Dünenliteratur von der E-Küste der Ostsee und vom Finnischen Meerbusen erwähnt. Auf gewissen Flugsandfeldern in Finnland ersetzt es neben *Festuca rubra* v. *arenaria* *Elymus* und baut recht hohe Dünen von oft beträchtlicher Länge auf. Auch kann *Festuca polesica* embryonale Dünen in weisse überführen.

Von den oben erwähnten Dünengräsern ist *Ammophila* ein Horstgras, *Festuca polesica* bildet dichte Rasen, *F. rubra* v. *arenaria* ist ein Ausläufergras und *Elymus* besitzt einen lichten Horst, von dem Stolonen ausgehen.

Bei der Dünenbildung bleibt der Flugsand teils vor dem Horst bzw. Rasen, teils innerhalb desselben, teils auf der Leeseite liegen. Andererseits aber ist das Gitter, das die Halme in einem *Festuca rubra* v. *arenaria*-Bestand bilden, so dicht, dass es effektiv die Kraft des sandtransportierenden Windes bricht, so dass die mitgeführten Sandkörner sich innerhalb oder gleich hinter dem Bestande ansammeln.

Von den vier Dünengräsern stehen als Dünenbauer *Ammophila* und *Elymus* an erster, *Festuca polesica* an letzter Stelle, während *F. rubra* v. *arenaria* eine Mittelstellung einnimmt, was in Beziehung zu dem Verhalten der Gräser bei der Übersandung steht, auf die wir im folgenden näher eingehen. — Eingehend ist die Dünenbauwirksamkeit der Pflanzen vor allem von SOKOLOV (1894) wie auch von CORNISH (1897), COWLES (1899), GERHARDT (1900), WARMING (1909) usw. behandelt worden.

## B. Die Hauptpflanzen der weissen Dünen.

1. *Ammophila arenaria*.

Die wichtigste dünenbauende Pflanze der europäischen Küsten ist unzweifelhaft *Ammophila arenaria* LK., Strandhafer, Helm. Seine Fähigkeit den Flugsand zurückzuhalten übertrifft die der meisten anderen Dünenpflanzen und ist durch seine verhältnismässig dichten und hohen Horste mit ihren mehr oder minder aufrecht stehenden Halmen bedingt. Der Flugsand wird ausser von den Halmen auch von den in verschiedenen Richtungen den Sand durchziehenden Rhizomen und von den aus ihnen ausgehenden langen und zahlreichen Wurzeln gebunden. Schliesslich kann er mit Leichtigkeit den Sand durchwachsen, anderseits aber selbst eine anhaltende Übersandung vertragen. Über *Ammophila* siehe näher BUCHENAU (1889), ERIKSON (1896), WARMING (1891, 1906, 1909), STARR (1912), TOMUSCHAT und ZIEGENSPECK (1929).

In Finnland ist der Helm infolge seiner begrenzten Verbreitung von geringer Bedeutung. In dem Dünengebiete von Lappvik, wo das Gras zum ersten Mal im Jahre 1904 angetroffen wurde (SAELAN 1906, S. 30), kommt *Ammophila*, wie früher erwähnt wurde (S. 44), in einer kleinen Anzahl Bestände innerhalb eines schmalen, ca. 300 m langen Gürtels an der Bucht Sanatorieviken vor. Hier hat das Gras 1—2 m hohe, voneinander isolierte Dünen, die durch ihre Lage unterhalb des Sanatoriums in ihrer natürlichen Entwicklung beeinträchtigt waren, aufgebaut. — *Ammophila* wächst auch lokal auf Kimito in SW-Finnland; auf Seiskari wurde das Gras zu Beginn dieses Jahrhunderts eingeführt (SILVENNOINEN 1916, S. 8—10).

Die *Ammophila*-Dünen bei Lappvik befinden sich in einem jugendlichen Entwicklungsstadium. Ihr Sand ist locker und beweglich und der Veränderung unterworfen, indem Sand aus den Dünen landeinwärts getrieben und durch Sand aus der Saline ersetzt wird; hierbei ist die Zufuhr grösser als die Abgabe von Sand.

Bei Lappvik ist das Gras in vollem Wachstum und üppig. Im Hochsommer blüht es reichlich und bildet keimfähige Samen, was schon aus der Menge junger *Ammophila*-Individuen, die auf dem Litoral an der Meeresseite der Dünen emporgewachsen sind, hervorgeht. Aus Winterstehern auf den Lappvik-Dünen Ende Dez. 1930 entnommene *Ammophila*-Samen keimten in Wasserleitungswasser bei Zimmertemperatur. Die Mittelhöhe des ährentragenden Halmes bei der Blüte war 85 cm (60—90 cm), während die Höhe des Horstes ohne Ährenhalme 65—70 cm betrug. Nach WARMING (1909, S. 52) ist die Höhe der *Ammophila*-Horste auf den Dünen Dänemarks in der Regel  $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$  m, in Ausnahmefällen 1 m.

Die oben erwähnten *Ammophila*-Dünen wachsen jährlich in Ausdehnung und Höhe. Bei einem meiner frühesten Besuche in diesem Dünengebiet (im Sommer 1923) betrug die Gesamtlänge der Dünen 70 m, im Sommer 1928 war sie jedoch auf 110 m gestiegen. Mit dem Flugsande hat sich das Gras den Abhang der Högsanddüne hinauf, an deren Fusse die älteren Bestände vorkommen (Abb. 2), verbreitet. Auch ist *Ammophila* in die benachbarten *Elymus*-, *Festuca polesica*- und *Carex arenaria*-Dünen eingedrungen und hat hier den Dünenbau, die ursprüngliche Vegetation verdrängend, fortgesetzt. In einer dieser Dünen wuchsen:

*Ammophila arenaria* VI—VII    *Hieracium umbellatum* v. *dunense* 4—5

*Elymus arenarius* I                      *Viola canina* 1

*Festuca polesica* V

Die Pflanzen waren im Begriff von *Ammophila* unterdrückt zu werden.

## 2. *Elymus arenarius*.

Im Gegensatz zu *Ammophila* ist *Elymus arenarius* L., Strandroggen, als Dünengras von grösster Bedeutung auf unseren Küsten. Der Strandroggen ist die wichtigste Dünenpflanze Finnlands.

Auf allen von mir untersuchten Flugsandfeldern bilden die *Elymus*-Dünen praktisch gesehen die äusserste Dünenfront gegen das Wasser. Psammophyt wie *Ammophila*, gedeiht der Strandroggen am besten in trockenem, lockerem Sande; recht selten wird das Gras in der feuchten Saline, wohl aber in der Suprasaline angetroffen, wo die äussersten *Elymus*-Dünen entstehen und der Sand schon eine gewisse Mächtigkeit erreicht hat.

Wenn solche Bedingungen nicht vorliegen, wenn z. B. eine Deflation den Flugsand stärker verweht hat, fehlt auf den Deflationsflächen auch *Elymus*, und andere Dünenpflanzen treten in diesem Falle als Vorposten gegen das Wasser auf, so z. B. im Dünengebiet von Kuolemajärvi, wo *Festuca rubra* v. *arenaria* die dem Wasser am nächsten liegende Psammophytenzone bildet. Auf der Ostküste von Seiskari und auf der Nordküste von Lavansaari nimmt *Festuca polesica* diesen Platz ein. Schliesslich bildet *Elymus* in Verbindung entweder mit *Festuca rubra* v. *arenaria*, mit *F. polesica* oder mit beiden diesen Arten den äussersten Gürtel auf Seivästö, Muurila, Hiekkataipale, Hiekkakukkula, Kalajoki und Tiironhiekkä; auf den beiden letztgenannten Flugsandfeldern wird *F. polesica* durch *F. ovina* ersetzt; bei Lappvik dominiert stellenweise *Ammophila* (siehe oben).

Aber die erwähnten Küstenstrecken sind doch kurz im Vergleich zu denjenigen, welche von *Elymus* beherrscht werden. Auf den Flugsandfeldern von Tauvo und Marjaniemi, die beide sehr jung sind und wo Marschvegetation dominiert, hat der Strandroggen bis auf weiteres eine geringe Frequenz; die



weissen Dünen sind hier von *Festuca ovina* aufgebaut (Marjaniemi) oder fehlen ganz (Tauvo).

*Elymus* ist in viel höherem Grade ein Ausläufergras als *Ammophila*. Die Wuchsart des Strandroggens macht auch eine grössere Dichte seiner Horste unmöglich, die aus einer viel geringeren Anzahl Sprosse als bei *Ammophila* besteht. Ein zweiter Umstand, der auf den Bau der *Elymus*-Horste einwirkt, ist, dass seine Seitensprosse bogenförmig aufwärts wachsen und nicht gegen den Mutterspross wie bei *Ammophila* gedrückt werden. WARMING (1909, S. 56—60) beleuchtet dieses Verhalten mit guten Bildern. Mit seinen lichtereren Horsten vermag *Elymus* nicht in demselben Grade wie *Ammophila* Flugsand einzufangen, aber seine Rhizome und Wurzeln besitzen eine grosse Fähigkeit den Sand zu binden. Dass *Ammophila* eine schnellere und effektivere Dünenbauwirksamkeit als *Elymus* ausführt, zeigt u. a. das Verhalten bei Lappvik, wo *Ammophila* ohne Schwierigkeit *Elymus* überwächst. Aber *Elymus* ist in hohem Grade den übrigen Dünenpflanzen unserer Küsten überlegen.

Der Strandroggen ist eines der höchsten und stattlichsten Gräser unseres Landes. So habe ich auf dem Flugsandfelde von Vattaja im Windschutz wachsenden blühenden *Elymus* von 1,60 m Höhe gefunden. Die gewöhnliche Höhe auf den von mir untersuchten Dünengebieten ist jedoch nur ca. 1 m; die Breite des Blattes betrug hierbei 9—12 mm. WARMING (1909) gibt die Höhe des Strandroggens in Dänemark auf etwas über 2 m, die Blattbreite auf 12—20 mm an (S. 63). Auf dem Flugsandfelde von Sandhammaren (SE-Küste Schonens) wird *Elymus* mit 1,3 m (S. 356) höher als in Finnland, auch die Breite südschwedischer Strandroggenblätter (von der Küste E-Schonens), die 16 mm erreichen (ERIKSON 1896, S. 12), ist grösser. Schliesslich kann erwähnt werden, dass die Länge der Ausläufer an von WARMING (S. 65) gemessenen Exemplaren über 1 m betrug; bei Lappvik war die Länge 25—55 cm.

*Elymus arenarius* ist ein Psammophyt, der am besten auf lockerem und trockenem Sandgrunde gedeiht. Dass das Gras so oft gerade am Meere angetroffen wird, beruht augenscheinlich darauf, dass hier offener feiner Sand in grosser Ausdehnung vorkommt. Der Salzgehalt scheint für den Strandroggen weniger wichtig zu sein, was schon daraus hervorgeht, dass diese Pflanze in verschiedenen Ländern weit vom Meere vorkommt (siehe z. B. WARMING 1906, S. 82, 1909, S. 61—62, GRAEBNER 1910, S. 283, JURASZEK 1927, S. 597, MÖRNER 1928, S. 73 u. a.). In Finnland wird *Elymus* auf den Sandufern einiger grossen Binnenseen wie des Ladoga, Suvanto, Pyhäjärvi (Satakunta), Kemiträsk, an Seen im Kirchspiel Enontekiö in N-Finnland usw., wie auch vielerorts auf Eisenbahndämmen und an Bahnhöfen z.B. zwischen Uleåborg und Rovaniemi (nach mündlicher Mitteilung von M. KOTILAINEN) angetroffen.

Aber nichtsdestoweniger tritt der Strandroggen in grosser Üppigkeit selbst auf dem feuchten Sandufer am Meere auf. Nach allem zu urteilen ist *Elymus*

mehr halophil als *Ammophila*, worauf schon WARMING (1909, S. 46) hingewiesen hat; auch FOCKE (1918, S. 289) ist der Ansicht, dass der Strandroggen in höherem Grade als *Ammophila* vom Meer abhängig sei. Vergl. auch BENECKE (1930) sowie BENECKE u. ARNOLD (1931).

Die Fähigkeit des Strandroggens auf feuchten Sandufern fortzukommen geht auch daraus hervor, dass hier Keimpflanzen hervorspriessen können; WARMING (1909, S. 46) erwähnt solche von den Dünenküsten Dänemarks und PREUSS (1912, S. 55) von denen der deutschen Ostseeküste. Indessen hebt GRAEBNER (1910, S. 217) hervor, dass *Elymus* nicht spontan auf dem Sandufer aufzetrete, sondern dass das Gras von den weissen Dünen dorthin gewandert und auf diese Weise in die Ufervegetation gelangt sei. Auch STOCKER (1924, S. 298) glaubt, dass *Elymus* an der pommerschen Küste bei Darss, deren Pflanzen er untersucht hat, ein Eindringling sei.

Bei uns trifft man nicht selten *Elymus* auf der feuchten Saline der Flugsandfelder, am häufigsten aber in Form von Keimpflanzen an. Gewöhnlich findet man diese im Tang oder hinter verschiedenen auf die Saline aufgetriebenen Gegenständen, wohin die Früchte von den Wellen geführt sind; auch jungen *Elymus* kann man auf Salinen, die den Wellen wenig ausgesetzt sind, sehen. Solche Funde von Samenpflanzen habe ich auf den Flugsandfeldern von Ytterö und Tulludden gemacht. Auf der schmalen Landenge gleich nördlich von dem erstgenannten Flugsandfelde wuchsen im Sommer 1926 im feuchten Flugsand der beinahe ebenen Saline kleine Individuen von Strandroggen. Die licht stehenden blühenden Pflanzen wiesen die geringe Höhe von 50 cm auf; das Gras schien auf diesem Standort nicht zu gedeihen.

Die Suprasaline bietet dem Strandroggen erheblich günstigere Voraussetzungen als die Saline. Hier findet man auch die hohen üppigen *Elymus*-Horste im Begriffe Flugsand zu akkumulieren und Dünen zu bauen. Auch kommen hier Keimlinge vor und ohne Zweifel verbreitet sich *Elymus* gleichfalls innerhalb der übrigen Partien der Dünengebiete mit Hilfe von Früchten. Dass das Gras auch auf vegetativem Wege sein Gebiet vergrössert, ist bekannt; bei der langsamen Verschiebung der Dünenfront auf unseren Landhebungsküsten nach dem Meere zu ist sicher die vegetative Vermehrung von grösserer Bedeutung als die fruktifikative.

*Elymeta* von grösserem Umfang kommen auf den Dünengebieten von Kuokkala, Kellomäki, Ytterö, Vattaja und Tiironhiekkä vor. Auf den Flugsandfeldern hat der Strandroggen Dünen von verschiedener Grösse gebaut. In der Regel sind die *Elymus*-Dünen, so lange sie noch jung sind, voneinander isoliert, wenn auch die Dünen des Grases, obschon sie nicht zu grösseren Verbänden vereinigt sind, ein erhebliches Alter besitzen können.

Neugebildete, mit reinem *Elymus* bewachsene Dünen habe ich u. a. auf dem Flugsandfelde von Kuokkala angetroffen. Nach dem Orkan, der im

September 1924 die Vegetation des Flugsandfeldes in grosser Ausdehnung zerstörte (siehe KROGERUS 1932, S. 53), waren auf der reingefegten südlichen Partie vier Jahre nach der Katastrophe eine grosse Anzahl ca.  $\frac{1}{2}$  m hohe *Elymus*-Dünen entstanden. Auf Vattaja kam ein weites *Elymetum* auf der beinahe horizontalen Suprasaline vor, das aus jungen, isolierten Dünen, die eine Höhe von ca. 90 cm erreichten, bestand. Wie im vorigen Falle war jede Düne sicherlich von einem einzigen *Elymus*-Individuum aufgebaut worden.

In solchen jungen Dünen ist die Dichtigkeit der *Elymus*-Horste V—VI; mit zunehmendem Alter und Zuwachs der Dünen, wobei mehrere von diesen sich vereinigen können und lange mit dem Wasserrande parallele Dünen, Transversaldünen, entstehen, wird auch die Dichtigkeit grösser; bei uns jedoch kaum mehr als VI—VII. Nach TOMUSCHAT und ZIEGENSPECK (1929, S. 190) kann *Elymus* sehr dichten Stand nicht ertragen, was von dem Verhalten des Wurzelwerkes abhängt.

Die Sukzession unserer *Elymeta* wird durch verschiedene Momente bedingt. Auf dem Flugsandfelde von Kuokkala sind diese teils biotischer, teils edaphischer Natur. Im Sommer 1924 breitete sich auf dem letztgenannten Flugsandfeld eine Strandroggen-Zone sowohl über eine Reihe im Supralitoral gelegener isolierter Dünen als über eine landeinwärts gelegene Transversaldüne aus. In der Dünenreihe wuchsen *Elymus* VI, *Festuca rubra* v. *arenaria* 1 und *Calamagrostis epigejos* 1. Die Transversaldüne, die  $1\text{—}1\frac{1}{2}$  m hoch war, war auf der Windseite mit *Elymus* VI—VII, *Festuca rubra* v. *arenaria* 4 und *Hieracium umbellatum* v. *dunense* 1 bewachsen. Auf dem Dünenkamm kam *Elymus* V—III, *Festuca rubra* v. *arenaria* 7, *F. polesica* III und *Hieracium* 2 vor. Die Leeseite der Düne schliesslich war mit *Festuca rubra* v. *arenaria* I, 7, *Festuca polesica* VI—VII, *Calamagrostis* 1 und *Hieracium* 5—6 bewachsen. Landeinwärts folgte ein ausgeprägtes *Festucetum polesicae*.

Man sieht, wie innerhalb des *Elymus*-Gürtels *Elymus*, der näher am Meere dominiert, landeinwärts viel spärlicher vorkommt und schliesslich durch *Festuca polesica* ersetzt wird. In seiner Arbeit über die Dünen im östlichen Finnland sagt THIESLEFF (1895, S. 61), dass auf »den alten Dünen in der Gegend von Rajajoki *Elymus arenarius* in gewaltigen Massen auftritt. . . und der Gegend einen eigentümlichen von den angrenzenden Gegenden abweichenden Charakter verleiht» (Orig. schwedisch).

Heute, ca. 40 Jahre später, tritt *Elymus* in der Gegend von Rajajoki sehr dezimiert auf. Der Grund liegt teils in Beweidung, die auf dem Flugsandfeld stattgefunden hat, teils in der veränderten Sandzufuhr in den verschiedenen Teilen des Flugsandfeldes. Indem neue Dünen auf der Meeresseite der schon vorhandenen entstehen, wird die Sandzufuhr nach diesen eingeschränkt, was nachteilig auf den Zuwachs der *Elymus*-Bestände wirkt. Eine allgemeine Erfahrung der Dünenforscher ist, dass der Strandroggen, der Strandhafer u. a.

Pflanzen der weissen Düne nur in lockerem, oft erneuertem Sande gut gedeihen; bei verminderter Sandzufuhr verliert der Sand der Düne seine Lockerheit, wodurch die edaphischen Verhältnisse sich verändern, und zwar vom Standpunkt des Strandroggens aus gesehen sich verschlechtern. Gegen diese Veränderungen ist *Festuca polesica* nicht so empfindlich wie *Elymus*; im Gegenteil breitet es sich auf Kosten des Strandroggens aus. Kommt, wie in diesem Falle, noch Beweidung, unter der praktisch genommen nur *Elymus* leidet, hinzu, so wird diese Pflanze allmählich durch *Festuca* ersetzt.

Auf dem Flugsandfelde von Kellomäki sind die Verhältnisse ganz ähnlich; da *Festuca polesica* hier fehlt, hat *F. rubra* v. *arenaria* ihre Rolle übernommen.

Verminderte Sandzufuhr bedingt auf dem Flugsandfelde von Ytterö den Verlauf der Sukzession. In dem zentralen Teil des Feldes wuchs in einer dem Litoral am nächsten gelegenen, 70—95 m breiten Zone: *Elymus* VI, *Festuca rubra* II, 7—8, *F. r.* v. *arenaria* II, 5 neben Zwischenformen dieser *Festuca*-Arten, *Honckenya* VI, 8; hier traten grosse Mengen von *Elymus*- und *Honckenya*-Keimlingen auf. Der landeinwärts folgende 150 m breite Abschnitt war mit *Elymus* (steril) III—II, *Festuca rubra* VII, 8, *F. r.* v. *arenaria* IV, 7 neben Zwischenformen, *Honckenya* VI, 8 (auch Keimlinge), *Rumex acetosella* 4—5, *Achillea millefolium* III, 7, *Tanacetum vulgare* 1—2, *Leontodon autumnalis* 1—4 und *Juniperus* 1 bewachsen. Diese zweite Zone wies Heidecharakter auf.

Der nördliche Teil desselben Flugsandfeldes zeigte in bezug auf die Sukzession der Vegetation denselben Verlauf. Näher nach dem Meere zu war *Elymus* hoch und üppig, landeinwärts wurde die Pflanze jedoch unter Einwirkung des Sandfluges, der hier grösser war als die Sandzufuhr, licht und verkümmert. Beinahe jeder Horst des zweiten Gürtels war mit dem Brandpilz *Ustilago hypodytes* infiziert.

Auch auf ganz kleinen Dünen, die nicht zu grösseren Verbänden vereinigt sind, kann die Vegetation einer Entwicklung unterworfen sein. Das ist der Fall bei den 1—1½ m hohen und eben so langen *Elymus*-Dünen auf dem Flugsandfelde von Tulludden. Die Dünen, die jetzt nur sehr wenig Sand erhalten, waren mit *Elymus* VI—VII, *Festuca polesica* VI—VII und *Honckenya* 5—6 bewachsen; *Festuca* befand sich in der Ausbreitung, *Honckenya* kam gut fort, aber *Elymus* wies Zeichen von Degeneration auf.

Die Strandroggendünen auf dem Flugsandfelde von Yxpila, das von der Sandzufuhr ganz ausgeschlossen ist, sind sehr alt; ihre Höhe war nur ¾ m, die Länge 1—2 m. Die Dünen wiesen teils ausschliesslich kümmernden *Elymus*, teils neben dem Strandroggen auch *Deschampsia flexuosa* auf, die in einigen Dünen dominierte.

Eine ähnliche Entwicklung zeigten die *Elymus*-Dünen auf Tiironhiekkä. Auch hier waren die Dünen sehr niedrig, ⅓—¾ m, und die Sandzufuhr sehr minimal. Die jüngerer Dünen näher am Wasser waren mit *Elymus* IV, *Fes-*



*tuca ovina* V—VI, *F. rubra* v. *arenaria* 3, *Honckenya* III, 6 und einer Menge Heidepflanzen bewachsen. Schon in diesen Dünen dominierte *Festuca ovina*, in den landeinwärts gelegenen wurde der Strandroggen immer spärlicher, während die *Festuca*-Art an Reichlichkeit zunahm; diese Dünen waren im allgemeinen durch Eindringen von Moosen und Flechten in graue Dünen übergegangen.

Die Sukzession der meisten von mir untersuchten *Elymeta* (siehe unten) findet auf folgende Weise statt:

*Elymetum* —→ *Festucetum polesicae* (Kuokkala, Hangö-udd)

*Elymetum* —→ *Festucetum rubrae* v. *arenariae* (Kellomäki)

*Elymetum* —→ *Festucetum rubrae* (Ytterö)

*Elymetum* —→ *Deschampsietum flexuosae* (Yxpila)

*Elymetum* —→ *Festucetum ovinae* (Simo, Marjaniemi).

Auf den Dünengebieten am Finnischen Meerbusen geht das *Elymetum* in das *Festucetum polesicae* über; eine Ausnahme bildet das Flugsandfeld von Kellomäki, wo *F. polesica* durch *F. rubra* v. *arenaria* ersetzt ist. Auf den Küsten des Bottnischen Meerbusens führt die Entwicklung auf den südlicher gelegenen Flugsandfeldern zum *Festucetum rubrae*, in den nördlicheren — mit Ausnahme des supramarinen Sandfeldes von Yxpila — zum *Festucetum ovinae*.

Unter den von mir untersuchten *Elymeta* gibt es zwei, die sich von den oben behandelten unterscheiden. Das erste breitet sich über die 2 1/2 m hohe »Dorfdüne« an der N-Küste von Lavansaari, das zweite über eine 2—3 m hohe Düne innerhalb des Dünengebiets von Muurila aus.

Die Dorfdüne, die einen gewissen Windschutz von den benachbarten Gebäuden erhält, ist eine alte supramarine Düne, deren Flächensand kaum beweglich ist und die kaum neuen Sand erhält. Die Vegetation bestand aus *Elymus* VI—VII, *Calamagrostis epigejos* III, 6, *Agropyron repens* v. *litorale* 2—3, *A. r.* v. *aristata* 2—3, *Sedum acre* I, 8—9 und *Galium verum* III, 6—7. *Elymus* war nur stellenweise fertil, seine Höhe betrug 40—70 cm.

In gewisser Hinsicht gleichartig war die Vegetation auf der Düne von Muurila. Auf dem Wind und Sandzufuhr exponierten E-Abschnitt kam *Elymus* VI—VII und *Festuca polesica* V—VI vor; auch eine Menge Keimlinge von Strandroggen wuchs hier. Der W-Abschnitt, der durch Bäume effektiver gegen Wind und Sand geschützt war, war mit *Elymus* VI—VII, *Calamagrostis epigejos* VI, *C. neglecta* VI, *Chamaenerium angustifolium* V, *Festuca polesica* V—VI und *Galium verum* V—VI, 7 bewachsen.

Die Entwicklung der Vegetation der beiden Dünen scheint nach gras- und krautreichen Heiden zu tendieren. Auf dem ersteren vollzieht sich die Sukzession ohne Einwirkung von *Festuca polesica*, auf der zweiten scheint die *Festuca*-Art keine hervorragende Rolle zu spielen.

Bisweilen kann der Strandroggen auf gewissen Partien der Flugsandfelder, in deren Vegetation er einen Platz zweiten Ranges erhalten hat, eine Art Ver-

jüngung erfahren, wobei das Gras sozusagen wieder in die erste Reihe rückt. Diese von einigen Forschern wahrgenommene Erscheinung hat ihren Grund darin, dass die Pflanzendecke bisweilen zerstört wird, so dass der Flugsand entblösst, von der Wundfläche aus fortgeweht und gleich hinter dieser in Wehen von oft erheblicher Grösse abgelagert wird; in diese Haufen von Flugsand kann *Elymus* eindringen und sich ausbreiten.

Solche aus früher verwendetem Flugsand neu erbaute Dünen werden auf der Landseite alter, mit geschlossener Vegetation bestandener Dünen angetroffen. Das gesagte gilt auch für die waldbedeckten Randdünen, wo man an den Mündungen von quer durch die Dünen verlaufenden Erosionsmulden solche neuerzeugte Dünen findet. Ihr Sand ist locker und beweglich, und er scheint sogar guten Boden, in dem *Elymus* hoch und üppig wird, zu bilden.

Solche sekundär entstandenen *Elymus*-Dünen kommen hie und da innerhalb der *Festuceta* auf den Flugsandfeldern von Kuokkala, Kellomäki und Ytterö vor. Auch auf der ca. 20 m hohen Randdüne von Ytterö tritt der Strandroggen unter ähnlichen Verhältnissen auf; auf dem Kamme hatte das Gras langgestreckte ca. 1 m hohe Dünen, die mit stattlichen Beständen hohen, üppigen Strandroggens dicht bewachsen waren, erbaut. Diese neuentstandenen Dünen waren sehr ausdehnungsfähig; ihr Zuwachs hört erst dann auf, wenn die Sandzufuhr eine Ende genommen hat.

WARMING (1909, S. 100) erwähnt, dass *Ammophila* auf solchen aus altem Sand erbauten Dünen in Dänemark nicht fortkomme; er sieht den Grund in der Unfruchtbarkeit des Sandes, aber auch in physikalischen Ursachen, wie geringer Lockerheit des Sandes u. a. Wahrscheinlich ist der Flugsand in den oben erwähnten *Elymus*-Dünen »jünger« und nicht in so hohem Grade ausgeläugt wie der Sand, den WARMING im Auge hatte; der Sand der obenerwähnten *Elymus*-Dünen war wie erwähnt sehr locker.

Eine ungewöhnliche Regeneration beim Strandroggen stellte ich auf dem Flugsandfeld von Vxpila in dem hier befindlichen alten *Elymetum* fest. In einigen Dünen, die mit kümmernden *Elymus*, *Deschampsia flexuosa*, wenigen Moosen und Flechten bewachsen waren, hatte sich angeflogener Sand über die Pflanzen gelagert. In dem frischangewehten Sande hatte der Strandroggen neues Leben erhalten und eine Reihe frischer Sprosse waren aus den mehr oder minder schwindenden Horsten durch die Sandschicht, in der die Kryptogamen und teilweise auch *Deschampsia* begraben waren, emporgeschossen.

### 3. *Festuca rubra* v. *arenaria*.

*Festuca rubra* v. *arenaria* OSBECK, eine Varietät, die man am besten Sand-schwengel nennen könnte, wurde oben als ein Gras erwähnt, das in embryonale Dünen eindringen und den Dünenbau fortsetzen kann oder allmählich ein

geschwächtes *Elymetum* zu erobern vermag. Doch kann die Varietät auf unseren Küsten auch primär Dünen von oft beträchtlicher Grösse erzeugen.

Mit Ausnahme des Dünengebietes von Muurila kommt das Gras in allen von mir untersuchten Dünengebieten und wichtigeren Flugsandfeldern auf der Meeresküste der Karelischen Landenge vor. Dagegen wird der Schwingel recht selten auf den Flugsandufern des Ladoga-Sees und den Dünengebieten von Seiskari und Lavansaari angetroffen. Von einigen Flugsandwällen auf der Küstenstrecke Björkskär-Henriksberg abgesehen, fehlt *Festuca rubra* v. *arenaria* auf den Dünengebieten von Hangö-udd, die ich untersucht habe. In den Dünengebieten am Bottnischen Meerbusen schliesslich tritt der Sand-schwingel nirgends zahlreich auf; in einigen von ihnen fehlt das Gras ganz. Ich habe eigentlich nur auf Kuokkala und Kellomäki, Ojakylä und Marja-niemi den Schwingel in grösseren Beständen auftreten und Dünen bauen sehen.

In der Dünenliteratur ist diese *Festuca*-Varietät nur wenig beachtet worden, da im allgemeinen die Ansicht herrscht, dass das Gras kaum grössere Dünen aufbauen könne. Nach REINKE (1912, S. 92) und PREUSS (1912, S. 51) erzeugt der Sandschwingel jedoch embryonale Dünen, und nach GRAEBNER (1910, S. 214) übernimmt er auf der östlichen Ostsee-Küste die oben im Zusammenhang mit *Ammophila* besprochene Rolle von *Triticum junceum*. PREUSS (l. c.) erwähnt, dass er das Gras selten auf eigentlichen Ufern angetroffen habe; am Golfe du Lion wächst der Schwingel nach KÜHNHOLTZ-LORDAT (1926, S. 3) in windgeschützter Lage im Flugsand der Meeresküste. Die Aufgabe, die man die *Festuca rubra* v. *arenaria* auf den Flugsandfeldern zuschreibt, ist den Flugsand zu binden, nicht aber stabile Dünen zu bauen.

Auf weissen Dünen verschiedener Küsten Europas vorkommend, wird das Gras von mehreren Forschern erwähnt (ABROMEIT 1900, S. 242, REINKE 1912, S. 86—87, REGEL 1928, S. 263, TOMUSCHAT und ZIEGENSPECK 1929, S. 148—149, MOORE 1931, S. 121, LIPPMAA 1932, S. 54, u. a.). An den Küsten Schwedens, Dänemarks und Deutschlands kommt diese *Festuca*-Varietät in-dessen öfter in grauen Dünen vor (ERIKSON 1896, S. 5, WARMING 1909, S. 108, GRAEBNER 1910, S. 229, REINKE 1912, S. 90). WARMING (l. c.) berichtet, dass das Gras lokal in so grosser Menge auf grauen Dünen vorkommen könne, dass die Düne geradezu als »Schwingel-Düne« erscheine, und PREUSS (l. c.) erwähnt, dass auf der deutschen Ostseeküste die *Ammophila*-Düne nicht selten in eine »*Festuca arenaria*-Düne« übergehe, die entweder zu einem Übergangsstadium zwischen der weissen und grauen Düne (S. 61) oder schon zu diesem Dünen-Typ gehöre (S. 65).

Über *Festuca rubra* und *F. r.* v. *arenaria* Osbeck hat RAUNKIAER (1930, S. 244—256) statistische Untersuchungen veröffentlicht, die erwiesen haben, dass auf Uferwiesen, in Sandmarsch usw. die Hauptform, auf Dünen, trocke-

nem Sandboden u. dergl. die Varietät dominiere; auf Übergangsstandorten kommen nach ihm beide Formen sowie Bastarde vor. Vergl. auch TURESSON (1925, S. 223).

Eine Erfahrung vieler Dünenforscher ist, dass der Sandschwingel in der Regel windgeschützte Partien der Dünen, entweder ihre Leeseite oder die dem Winde weniger ausgesetzten Flecken zwischen den kräftigeren Pflanzen der Dünen aufsucht.

In unseren Dünengebieten scheint der Schwingel nicht so empfindlich wie auf den Dünen der Ost- und Nordseeküste zu sein. Auf gewissen Flugsandufern in Finnland bildet die *Festuca*-Varietät allein den äussersten Psammophyten-gürtel gegen das Meer (S. 48), auf anderen im Verein mit *Festuca polesica* oder *Elymus*, ohne dass sie, soweit man sehen kann, Schutz hinter diesen Gräsern hätte. Auch auf der Windböschung von dicht am Meer gelegenen Dünen habe ich den Sandschwingel wachsen sehen — so auf der Karelischen Landenge und den Küsten des Bottnischen Meerbusens, wo er vom Winde nicht beschädigt war; vergl. auch FONTELL (1926, S. 183) und HÄYRÉN (1914, S. 64), der das Gras von Felsenspalten am Meer erwähnt.

Nach meiner Erfahrung tritt *Festuca rubra* v. *arenaria* auch in der Supra-saline, hier aber nur in beweglichem Flugsand, auf; wo ich den Sandschwingel auf Tangwällen in der Suprasaline oder im Supralitoral gefunden habe, wuchs er in Flugsand, der den Tang überlagert hatte. Anderseits wird das Gras bei uns gelegentlich in feuchten Deflationsmulden angetroffen. Dass die *Festuca*-Varietät jedoch ein typischer Psammophyt ist, darin sind die Dünenforscher einig; HÄYRÉN (1909, S. 45, 47) betrachtet jedoch das Gras als Salzpflanze. Wie *Elymus* folgt auch der Sandschwingel gern der Meeresküste und zwar aus derselben Ursache (vergl. oben S. 49). Auch wird das Gras wie der Strandroggen auf den Dünenküsten des Ladoga-Sees angetroffen. Dass der Schwingel gewöhnlich vom Flugsand abhängig ist, geht auch daraus hervor, dass ich ihn auf den von mir untersuchten Flugsandfeldern auf Moränenflecken, die durch Deflation blossgelegt waren, nicht angetroffen habe.

*Festuca rubra* v. *arenaria* ist morphologisch und anatomisch von WARMING (1891, S. 173—174, 1909, S. 289), RAUNKIAER (1895—1899, S. 557—558), RESVOLL (1906, S. 248—255) beschrieben worden; siehe auch TOMUSCHAT und ZIEGENSPECK (l. c., S. 198—199). PREUSS (1912) erwähnt Kulturversuche, die er mit diesem Gras ausgeführt hat.

WARMING (1909) gibt die Höhe des Sandschwingels (in *Ammophila*-Dünen) auf etwas mehr als 30—40 cm (S. 82), in einigen Fällen auf 50 cm an (S. 66). Meine Messungen haben für Finnland eine Mittelhöhe von 20—30 cm ergeben; nur auf dem Flugsandfeld von Ytterö war die gewöhnliche Höhe 40—45 cm.

Die dünnen Halme des Schwingels wachsen aus Rhizomen und Ausläufern, die in mehr oder minder horizontaler Richtung den Sand durchziehen, hervor.



Die Dicke der Ausläufer ist unbedeutend; RAUNKIAER (S. 557—558) gibt diese bei dänischen Dünenexemplaren auf 1—2 mm, die Länge der Internodien auf 25 mm an. RESVOLL (S. 225) hat Exemplare von dem Flugsandfeld Kvitsand in W-Norwegen untersucht und erwähnt, dass die Dicke der Stolonen auf 0,2 mm sinken kann, während die Länge der Internodien zwischen 3 und 25 mm wechselt. Schwingel-exemplare von Ytterö besaßen 0,3—0,5 mm dicke Rhizome, die Länge der Internodien war 20—35 mm. Selbstverständlich beruht die Internodienlänge auf der Beschaffenheit des Sandes: in lockerem Sande wird sie grösser als in festem.

Die Rhizome binden trotz ihrer unbedeutenden Dicke den Sand, der in einen Sandschwengelbestand eingedrungen ist. Die fast nadelfeinen Ausläufer-spitzen durchbohren mit Leichtigkeit den Sand, und dieser wird allmählich von einem immer dichteren und verzweigteren Flechtwerk von Rhizomen durchzogen, die in dem innerhalb des Bestandes steigenden Sand neue Ausläufer bilden und so immer grössere Sandmassen binden. Die Rhizome wachsen mehr oder minder horizontal; bei starker Einsandung wachsen die Ausläufer jedoch schief aufwärts, und bei der relativ geringen Dichtigkeit (6—8) der Luftpresse erhält die so aufgebaute Düne die charakteristische Form einer breiten Kuppel.

Diese halbsphärischen Dünen sind recht hoch. So erreichten sie im Dünen-gebiet von Kuokkala eine Höhe von  $\frac{1}{2}$ — $1\frac{1}{2}$  m, auf dem Flugsandfeld von Kellomäki war ihre Höhe beinahe 2 m; sie bildeten hier eine über 100 m lange Reihe, in der die Basen der Dünen verschmolzen waren. Auch auf vielen Flugsandufern der Küstenstrecke Kellomäki-Terijoki, auf Lavansaari usw. trifft man langgestreckte Reihen von *Festuca rubra* v. *arenaria*-Dünen von  $1$ — $1\frac{1}{2}$  m Höhe.

Auf den *Festuca*-Dünen finden sich mit der Zeit einige Pflanzen des umgebenden Flugsandfeldes ein. So kommen in den Sandschwengeldünen der Dünengebiete von Kuokkala, Kellomäki u. a. *Calamagrostis epigejos* und *Hieracium umbellatum* v. *dunense*, die besonders auf der Leeseite der Dünen auftreten, vor. Diese Pflanzen spielen eine gewisse Rolle in der normalen Entwicklung der Schwengelbestände; sie tragen nämlich in nicht unbeträchtlichem Grade zu der Dichtigkeit der Vegetation und der infolgedessen immer grösseren Stabilität des Oberflächensandes bei und bilden so die Voraussetzung für den Übergang in die graue Düne.

#### 4. *Festuca polesica*.

Das vierte der wichtigsten dünenbauenden Gräser unserer Flugsandfelder ist *Festuca polesica* ZOPAL., ein Gras, für das die Bezeichnung Dünenschwengel am Platze ist. Der Schwengel tritt in S-Finnland auf und wird auf Flugsand

sowohl am Meere als am Ladoga-See angetroffen. Als ausgeprägter Psamrophyt wächst der Dünenschwingel bei uns nicht auf feuchtem Ufersand, sondern gewöhnlich auf der Landseite der *Elymeta*. — Über das Auftreten des Grases im Schärenmeere SW-Finnlands siehe EKLUND (1931 a, S. 40—41, 1931 b, S. 100).

*Festuca polesica* fehlt auf den Küstendünen der Strecke Kellomäki-Seivästö, während die Pflanze auf den angrenzenden Küstenstrecken vorkommt. Die Ursache ist wahrscheinlich in verbreitungsökologischen Umständen zu suchen. Die in Frage stehenden Flugsandfelder werden nämlich von den benachbarten *Festuca*-führenden Dünengebieten durch Steinufer, Wiesen, Anbauflächen und Wälder, die sich oft bis zum Wasser erstrecken, getrennt, wodurch die Verbreitung des Grases auf dem Landwege verhindert worden ist; und vom Meere aus hat das Gras noch nicht alle sandführenden Küsten der Karelischen Landenge zu erobern vermocht.

Auf den Küsten der westlichen Ostsee, der Nordsee und des Atlantischen Ozeans wird *Festuca polesica* durch *Corynephorus canescens* ersetzt.

Der Schwingel wird für die Dünen Ostpreussens von TOMUSCHAT und ZIEGENSPECK (1929, S. 161) sowie REGEL (1928, S. 262 Note), für die Küsten Lettlands und Estlands von KUPFFER (1927, S. 182), für die SW-Küste Estlands von LIPPMAA (1932, S. 218) erwähnt; IVANOFF (1923, S. 27) hat dieses Gras auf den Dünen südlich des Systerbäck-Flusses gefunden. VISCHER (1915, S. 43—50) hat das Gras anatomisch beschrieben.

*Festuca polesica* ist eine typische Dünenpflanze. Ausserhalb des Flugsandes wird das Gras bei uns selten angetroffen; stellenweise wächst es jedoch auf Moränenflecken der Flugsandfelder. EKLUND (1928, S. 199) gibt an, dass der Schwingel auf der Insel Dagö gewöhnlich auf Deflationsflächen der Dünenufer wächst.

Der Dünenschwingel ist ein Rasengras, das nicht nur im beweglichen litoralen, bzw. lakustrinen Flugsand, sondern auch in dem gebundenen Sand alter Dünen gut fortkommt. Es kann unter gewissen Verhältnissen in *Elymus*- und andere Dünen eindringen und hier auf Kosten des Hauptgrases sich ausbreiten; bei schwächerer Sandzufuhr vermag es Dünen von recht grosser Höhe und Breite aufzubauen. Der Dünenschwingel ist ausserdem ein ungewöhnlich ausdauerndes Gras, erheblich widerstandsfähiger gegen ungünstige atmosphärische und edaphische Faktoren als *Elymus* und *Ammophila*.

Die grau-blaugrünen *Festuca polesica*-Rasen sind gewöhnlich dicht und fest und können unter günstigen Verhältnissen sehr gross werden. Die Höhe des blühenden Halmes ist auf unseren Flugsandfeldern gewöhnlich 30—35 cm. In windgeschützter Lage wird das Gras höher; so waren die Rasen auf der Leeböschung der Högsand-Düne 50—55 cm hoch und auf der von Wald geschützten supramarinen Düne beim Dorf Tvärminne fanden sich Rasen von derselben Höhe und 35 cm Breite — in einigen Fällen betrug hier

die Höhe des Dünenschwingelhalmes sogar 1 m. In dem Dünengebiet von Muurila erreichten von Bäumen geschützte *Festuca polesica*-Rasen 70 cm Höhe.

Die Keimlinge des Dünenschwingsels (Fig. 1), die man gewöhnlich in dichten *Festuceta* auf der Leeböschung der Dünen u. a. windgeschützten Standorten antrifft, bilden unmittelbar Rasen, die bei geringer oder fehlender Sandzufuhr dichter und fester werden. Das Gras besitzt nämlich senkrechte Rhizome, deren in spitzem Winkel zum Hauptrhizom verlaufende Ausläufer bei unbedeutender Einsandung sehr kurz sind; infolgedessen wachsen die Tochttersprosse dicht nebeneinander und die Rasen werden fest und kompakt. Wo die Sandzufuhr so bedeutend ist, dass der Dünenschwingel dadurch zu stärkerem Höhenwachstum gezwungen wird, werden die Ausläufer ungewöhnlich stark verlängert, so dass die Rasen weniger kompakt als im vorigen Fall werden. Wenn man Rasen des ersteren Typs aufhebt, erweisen sie sich als dicht und fest, während die Rasen des zweiten Typs infolge der langen Ausläufer der einzelnen Sprossgenerationen locker sind und beim Aufheben leicht zerfallen. Zwischen diesen beiden Typen gibt es natürlich Übergangsformen; auch können bei veränderter Sandzufuhr die Rasen des kompakten Typs in lockere übergehen und umgekehrt.

Rasen des lockeren Typs trifft man in jungen *Festuca polesica*-Dünen an; in älteren Dünen nähern sich die Rasen immer mehr dem kompakten Typ, den sie schliesslich in sehr alten Dünen erreichen.

Wie die Dünen der *Festuca rubra* v. *arenaria* zeigen auch die *F. polesica*-Dünen die charakteristische Kuppelform; die Sprosse, die in gewissem Abstand voneinander stehen, sind gewöhnlich dünn und licht genug, um einen Teil des Sandes durchzulassen. Allmählich werden die Dünen zu oft langen und breiten Transversaldünen vereinigt.

Die grössten *Festuca polesica*-Dünen habe ich auf dem Flugsandfeld von Kuokkala, auf der E-Küste von Seiskari und der S-Küste von Lavansaari angetroffen (Abb. 3). Auf dem erstgenannten Flugsandfeld fand ich unter kleinen isolierten Dünen auch eine 30—35 m breite und ca.  $2\frac{1}{4}$  m hohe *Festuca polesica*-Düne, deren Länge beinahe 200 m war; einzelne Partien der Düne waren jedoch von *Festuca rubra* v. *arenaria* beherrscht und stellenweise war sie von Erosionseinschnitten durchzogen. Auch auf Seiskari trifft man Hunderte 1 m—1 km lange Dünen von  $\frac{1}{2}$ —1 m Höhe, die der Dünenschwingel aufgebaut hat, nebst einer Anzahl ca. 2 m hoher Dünenruinen, Überreste alter *Festuca polesica*-Dünen. Relativ grosse *Festuceta polesicae* kommen auf Seiskari,

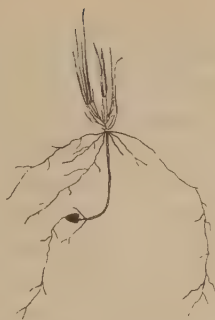


Fig. 1. Keimpflanze von *Festuca polesica*. Tvärminne. 1. VII. 1928. —  $\frac{1}{2}$  nat. Grösse.

Hiekkataipale, Muurila, Kuolemajärvi und Kuokkala vor. Wie in vielen Fällen bei den *Elymeta*, wird die Sukzession bei den *Festuceta polesicae* sehr oft durch verminderte Sandzufuhr bedingt. Die Rasen in den Jugendstadien der Dünen-schwingelbestände stehen in ziemlicher Entfernung voneinander (Dichtigkeit V—VI). Im allgemeinen sind die Bestände lange rein, später findet man in denselben eingesprengt *Hieracium umbellatum* v. *dunense*, das in windgeschützten Partien des Bestandes zu finden ist. Aber mit zunehmendem Alter der Schwingelgesellschaften oder in deren weiter landeinwärts liegenden Teilen werden die Abstände zwischen den Rasen kleiner und andere Pflanzen finden sich ein. In diesem Stadium kann die Vegetation folgendes Aussehen besitzen (das Beispiel ist von der Leeseite einiger *Festuca*-Dünen auf dem Flugsandfelde von Kuokkala genommen):

*Festuca polesica* VI—VII, *Calamagrostis epigejos* I, 7—8, *Hieracium umbellatum* v. *dunense* 5—6. Auf dem Kamm und der Windseite wuchsen: *Festuca polesica* VI—VII, *Vicia cracca* 1—2, *Artemisia campestris* 1, *Achillea millefolium* 1.

Wenn schliesslich die Vegetation so dicht geworden ist, dass der Sand gebunden ist, finden sich die ersten Moose und Flechten ein, womit die Sukzession in neue Bahnen geleitet wird.

### C. Die Dünenpflanzen zweiten Ranges.

In unseren Dünengebieten kommen einige Pflanzen vor, die in gewissen Fällen eine recht bedeutende Rolle spielen. Diese Pflanzen — *Festuca ovina*, *Calamagrostis epigejos* und *Carex arenaria* — bilden stellenweise Bestände von recht grosser Ausdehnung und bauen Dünen vom weissen Dünentyp auf.

#### 1. *Festuca ovina*.

*Festuca ovina* L., Schafschwingel, ist ein rasenförmiges Gras, das in ganz Finnland vorkommt. Es wächst auf trockenen Anhöhen, auf Heiden, in offenen trockenen Wäldern usw. Das Gras wird auch in Flugsand, aber in der Regel nur in unseren nördlichen Dünengebieten angetroffen; in den von mir untersuchten Dünengebieten kommt der Schafschwingel auf den Dünen von Kalajoki, Tiironhiekkä, Röytänhiekkä, Ojakylä und Marjaniemi vor. Hier wächst das Gras nicht nur auf alten Dünen mit mehr oder weniger gebundenem Sand, sondern auch in dem offenen beweglichen Flugsand, wo es Dünen aufbauen kann. Betr. die Morphologie und Anatomie des Grases siehe HACKEL (1881, S. 414).

*Festuca ovina* wird von Dünen in Schweden, Norwegen, Dänemark und Deutschland erwähnt. In der Regel gehört das Gras den grauen Dünen dieser



Länder an (ERIKSON 1896, RESVOLL 1906, WARMING 1909, GERHARDT 1900, ABROMEIT 1900, GRAEBNER 1910, TÜXEN 1928 usw.). Doch berichten viele Forscher, dass die aufwärtswachsenden, in gewöhnlichen Fällen sehr kurzen Ausläufer bei Übersandung verlängert werden (HACKEL, S. 414, ERIKSON, S. 26, RESVOLL, S. 257, WARMING, S. 228), was nur für in beweglichem Flugsand wachsende *Festuca ovina* zutreffen kann.

Der Schafschwingel, der u. a. von den obengenannten Autoren beschrieben ist, ähnelt kleinen *Festuca polesica*-Exemplaren, und tritt unter ähnlichen Bedingungen in Rasen desselben Typs, wie der Dünenschwingel, nämlich in festen, kompakten und ausgebreiteten, lockeren Rasen, auf. Die Mittelhöhe des Schafschwingels in den von mir untersuchten Dünengebieten ist 18—20 cm.

Wie die übrigen im Flugsand auftretenden Schwingelarten, baut auch *Festuca ovina* Dünen, allerdings nur bei geringer Sandzufuhr, da die Fähigkeit des Grases seine Ausläufer durch Zuwachs zu verlängern stark begrenzt ist.

Die Dünen des Schafschwingels sind gewöhnlich in der Mitte am höchsten und haben so schildförmiges Aussehen; nach der Peripherie zu, die oft zirkelrund ist, nimmt die Höhe langsam ab. Eine *Festuca ovina*-Düne ist somit erheblich flacher als die Dünen der übrigen Schwingelarten. Die höchsten Schafschwingeldünen, die ich gesehen habe, waren ca. 80 cm hoch, der Durchmesser war in diesen Fällen 10—12 m; die Dünen, die auf dem Flugsandfeld von Kalajoki vorkamen, waren junge Bildungen und hatten ihr Höhen- bzw. Breitenmaximum noch nicht erreicht.

Diese jungen Schwingeldünen waren mit *Festuca ovina* VI—VII, *Rumex acetosella* 1 und *Hieracium umbellatum* v. *dimense* 1 bewachsen. Während die *Festuca*-Dünen in dem Dünengebiet von Kalajoki keine Möglichkeiten darboten die Sukzession zu verfolgen, war diese auf den Schwingeldünen von Röytänhiekkä und Tiironhiekkä gut zu beobachten. Die *Festuca ovina*-Dünen waren hier alt, aber niedrig, da die Sandzufuhr heute unbedeutend ist. In den jüngsten Schafschwingeldünen auf Röytänhiekkä wuchs *Festuca ovina* VI—VII, *Honckenya* 1 und *Silene maritima* 1. In älteren Dünen waren die Rasen grösser und näher beieinander; von den beiden übrigen Pflanzen sah man nur noch einige Individuen. — Auf dem Flugsandfeld von Tiironhiekkä ist das *Festucetum ovinae* gegen Winde vom Meere und Sandzufuhr von der Saline durch einen Kranz von *Elymus*-Dünen geschützt. Man kann hier gut beobachten, wie die kompakten Rasen des Grases mit grösserem Abstand vom Meere kontinuierlich sich nähern, wie die Sandoberfläche immer unbeweglicher wird und wie schliesslich Kryptogamen sich einfinden um eine neue Phase in der Entwicklung der Vegetation einzuleiten.

2. *Calamagrostis epigejos*.

*Calamagrostis epigejos* ROTH, Landrohr, ist ein kräftiges Ausläufergras, das oft in der Dünenliteratur genannt wird. Es baut bei uns selten Dünen, gehört aber der Vegetation sowohl der weissen wie der grauen Dünen an.

Das Landrohr ist eingehend von BUCHENAU (1889), ABROMEIT (1900), REINKE (1909, 1912), WARMING (1909), JURASZEK (1927), TOMUSCHAT und ZIEGENSPECK (1929) u. a. behandelt worden. Die Standorte des Grases innerhalb der Dünengebiete auf der Ost- und Nordseeküste sind weisse und graue Dünen, Dünentäler usw.

In Finnland kommt *Calamagrostis epigejos* auf trockenen Anhöhen und Heiden, in trockenen Wäldern u. a. Standorten, wie auch auf Dünen vor. Es ist ein windscheues Gras und wächst, wo es in Dünen auftritt, in der Regel auf der Leeseite derselben. Innerhalb unserer Dünengebiete kommt das Landrohr erheblich besser in dem lockeren Sand der weissen Dünen als in dem mehr oder minder unbeweglichen und festen Sand der grauen Dünen fort. Wahrscheinlich tritt das Gras auf den Dünen in verschiedenen Formen auf.

Die Länge der *Calamagrostis epigejos*-Ausläufer wird von BUCHENAU (1889, S. 409) auf 15 cm angegeben, dieselbe Zahl wird auch von ABROMEIT (1900, S. 210—211) angeführt; auch WARMING (1909, S. 61) hat keine grössere Länge der Stolonen des Landrohrs festgestellt. Indessen können die Ausläufer auf unseren Dünen erheblich länger werden. So kamen auf dem Flugsandfeld von Kuokkala Längen von 30—60 cm, auf der Küstenstrecke Kellomäki—Terijoki sogar Längen von  $1\frac{1}{4}$  m vor; alle diese *Calamagrostis*-Exemplare wuchsen in lockerem Flugsand. Die Dicke der Stolonen, die von BUCHENAU (S. 409) auf 1 mm angegeben ist, war bei den obenerwähnten Exemplaren 1—2 mm.

Die Rhizome befinden sich einige Zentimeter unter der Sandoberfläche; bisweilen kann man Rhizome mehrere Dezimeter lang durch Sandflug entblösst liegen sehen. In windexponierter Lage tritt eine Form des Grases auf, deren Halme beinahe über den Sand dahinkriechen. Werden die Halme überlandet, so verlängern sich die Internodien mit den zugehörigen Blattscheiden erheblich, wobei die Sprosse schief aufwärts durch den Sand wachsen. Während die in windgeschützten Teilen unserer weissen Dünen auftretende Landrohrform ca. 1 m hoch wird, beträgt die Höhe, oder eigentlich die Länge der erstgenannten Form nur 30—40 cm. Die Pflanzen, die mehr oder minder kriechen, besitzen sehr schmale (ca. 3,5 mm) und lange (ca. 30 cm) Blätter. Die Blattscheiden sind unmittelbar unter der Sandoberfläche elfenbeinweiss, oberhalb derselben sind sie 5—6 cm lang schön weinrot. Nach JURASZEK (1927, S. 598) betrug die durchschnittliche Höhe des Landrohres auf der Luvseite der Binnendünen bei Warschau 18 cm, auf der Leeseite 110 cm.

Gewöhnlich ist *Calamagrostis epigejos* auf unseren Dünen steril, was wahrscheinlich mit der Empfindlichkeit des Grases gegen Wind und mit der relativ schwachen Beleuchtung der Leeseite, wo das Gras gewöhnlich wächst, zusammenhängt. Hier kann erwähnt werden, dass nach KUJALA (1926, S. 27) das Landrohr in geschlossenen Kiefernwäldern steril ist, in Holzschlägen aber blüht. In windgeschützten und sonnigen Partien der Dünen ist *Calamagrostis epigejos* fertil und die Pflanze hat hier ein anderes Aussehen als die zarte, kriechende Form: der Halm ist kräftig, die Blätter sind breit und die Blattscheiden nicht rotgefärbt.

Nur selten scheint *Calamagrostis epigejos* bei uns Dünen zu bauen; solche werden indessen auf den Flugsandfeldern von Kuokkala und Ytterö und auf der Küstenstrecke Kellomäki—Terijoki angetroffen. Auf dem erstgenannten Flugsandfeld waren die Dünen auf der von dem Orkan des Herbstes 1924 reingefegten Partie entstanden; die jungen Dünen, die eine Höhe von einigen Dezimetern besaßen, lagen alle auf der Landseite von 20—40 cm hohen *Festuca rubra* v. *arenaria*- und *Elymus*-Dünen. Die mehrere Meter lange und ca.  $\frac{1}{2}$  m hohe Landrohrdüne auf Ytterö war in windgeschützter Lage aufgebaut; das Gras, dessen Dichtigkeit VI—VII betrug, war fertil. Auf der Küstenstrecke Kellomäki—Terijoki hatte das Gras 1—1  $\frac{1}{2}$  m hohe Dünen auf der Leeseite einer Reihe von *Elymus*-Dünen gebaut.

*Calamagrostis epigejos* spielt in der Sukzession der Dünenvegetation keine bedeutende Rolle, aber das Gras trägt dazu bei den Sand zu binden und die Pflanzendecke dichter zu machen.

### 3. *Carex arenaria*.

*Carex arenaria* L., Sandsegge, kommt auf einigen Flugsandfeldern und Dünen in S-Finnland (Kellomäki, Tyrisevä, Hiekkakukkula, Lappvik, die Dünen beim Dorf Tvärminne, Björkskär und Tulludden) vor. Die Sandsegge besitzt infolge ihrer langen, kreuz und quer gehenden, charakteristischen Reihen von Halmen eine grosse Fähigkeit Flugsand einzufangen und diesen mit ihren den Sand wie ein Flechtwerk durchziehenden Rhizomen zu binden; WARMING (1891, S. 180) zählt die Segge zu den Sandbindern zweiten Ranges.

Die Pflanze wird von vielen Dünenforschern erwähnt: KLINGE (1886), BUCHENAU (1889), ERIKSON (1894, 1896), PAULSEN (1897—1898), ABROMEIT (1900), WARMING (1891, 1906, 1909), REINKE (1903, 1909), WORTHAM (1913), LINDQVIST (1919), STEWART und PATTON (1924), DARBISHIRE (1924), JOUANNE (1925), LUNDEGÅRDH (1927), TOMUSCHAT und ZIEGENSPECK (1929), LIPPMAA (1932) u. a. An der Ost- und Nordseeküste tritt die Segge auf Sandufern zwischen anderen Pflanzen, auf weissen und grauen Dünen, in Dünentälern

usw. auf. Erheblich weniger ausdauernd als *Festuca rubra* v. *arenaria*, mit der sie oft zusammengestellt wird, sucht *Carex arenaria* auf den genannten Küsten gern hinter Dünen Schutz gegen den Wind.

Auf Standorten der obenerwähnten Art habe ich *Carex arenaria* in den Dünengebieten angetroffen; am öftesten kommt die Sandsegge in trockenem lockerem Sand vor.

Das Rhizom bildet ein Sympodium, das aus den Gliedern der einzelnen Sprosse zusammengesetzt ist (BUCHENAU 1889, S. 412); die Zahl der Glieder beträgt gewöhnlich 4. Die Länge der Internodien wird von ERIKSON auf einige Zentimeter angegeben (1896, S. 26). Wiederholte Messungen, die ich an Rhizomen anstellte, die aus beweglichem und lockerem Flugsand genommen waren, ergaben eine Länge von 3—4 cm für die Internodien; die Länge beruht sicher auf der lockeren oder festeren Beschaffenheit des durchwachsenen Sandes. Die Rhizome verzweigen sich selten und zwar unter spitzem Winkel. Ihre Länge ist oft imponierend; so hat WARMING *Carex arenaria*-Rhizome von 5 m Länge gesehen. Durch Graben habe ich einen Rhizom im Flugsand über 6 m verfolgt ohne sein Ende zu erreichen.

Die *Carex arenaria*-Dünen sind auf unseren Flugsandfeldern schildähnlich; sie sind somit am höchsten in der Mitte. Die Maximalhöhe betrug ca.  $\frac{1}{2}$  m. Unter günstigen Verhältnissen vergrössern sich die Bestände auf vegetativem Wege schnell.

Dadurch dass die Halme der Sandsegge in der Regel ziemlich licht stehen, sind die Dünen leicht der Invasion von Pflanzen der Umgebung, gewöhnlich *Elymus* und *Festuca polesica*, ausgesetzt, deren Ausbreitung die Segge in normalen Verhältnissen nicht widerstehen kann, wenn sie auch lange unter ihnen zu existieren vermag. *Carex arenaria* hat in den weissen Dünen ungefähr dieselbe Bedeutung wie *Calamagrostis epigejos*: sie bindet den Sand und macht die Vegetation dichter.

#### D. Die in die weissen Dünen sekundär eindringenden Kräuter.

Nach und nach dringen, wie früher geschildert wurde, zwischen die Dünengräser verschiedene Kräuter ein, von denen einige der Vegetation der Dünen angehören, während die übrigen auf Standorten, die den weissen Dünen ähneln, wachsen. Gewisse der Kräuter finden sich schon früh in den Dünen ein, andere indessen erst dann, wenn der Sand eine grössere Festigkeit erhalten hat. Einige von diesen Pflanzen treten indessen teils als eine Art Relikte auf, die von embryonalen Dünen, Depressionen u. a. stammen, teils sind auch sie später während der Entwicklung der weissen Dünen in diese eingedrungen. Eine bedeutende Rolle bei der Sukzession der Dünenvegetation spielen diese Pflanzen nicht. Die wichtigsten von ihnen sind *Rumex acetosella*,



*Honckenya peploides*, *Viola canina*, *Achillea millefolium*, *Leontodon autumnalis* und *Hieracium umbellatum* v. *dunense*. Beim Übergang der weissen Dünen in graue verschwinden die meisten der genannten Pflanzen aus den Dünen; ein Teil von ihnen wird noch in den grauen Dünen angetroffen.

### 1. *Rumex acetosella*.

*Rumex acetosella* L., Ampfer, kommt in ganz Finnland vor und wächst gewöhnlich auf trockenen Standorten. Auf den meisten von mir untersuchten Flugsandfeldern tritt der Ampfer in den Dünen teils sekundär, teils primär auf.

Auf den Dünen von Memmert hat LEEGE (1913 a, S. 313) das Kraut »massenhaft« angetroffen. WARMING (1906) gibt an, dass die Pflanze in Dänemark u. a. auf Sandmarsch (S. 226), aber auch in älteren grauen Dünen (1909, S. 109) wächst. RESVOLL (1906, S. 281—283) erwähnt den Ampfer von dem Flugsandfelde von Kvitsand in W-Norwegen. Die Pflanze tritt hier in einer stark verzweigten, buschigen Form mit vielen Stengeln auf. Von den Wurzeln gingen Ausläufer aus; die auf diesen entspringenden Sprosse standen in einem Abstand von einigen Zentimeter bis zu  $\frac{1}{2}$  m von der Mutterpflanze. GRAEBNER (1910, S. 194) berichtet, dass *Rumex acetosella* als Dünenpflanze in Deutschland hauptsächlich auf Binnendünen vorkommt. Er hebt (S. 278—279) hervor, dass das Kraut keine Ausläufer habe, aber neben den senkrecht wachsenden auch wagerechte Wurzeln mit zahlreichen Sprossen besitze, die ihrerseits sprosstragende Wurzeln erzeugen, wodurch die Pflanze befähigt wird weiter zu wandern. Auch WARMING (1909, S. 296) erwähnt die wagerechten sprossbildenden Wurzeln des Ampfers.

Auf unseren Flugsandfeldern tritt *Rumex acetosella* wahrscheinlich in mehreren Formen auf. Verschiedene Rassen der Pflanze erwähnt TURESSON (1925, S. 152—153). Charakteristisch für den Ampfer auf Vattaja, Kalajoki und Tauvo sind die ungewöhnlich langen Zweige (Fig. 2). So wurden von mir an Exemplaren, die aus weissen Dünen des erstgenannten Flugsandfeldes genommen waren, Zweige von bis zu 14 cm Länge, die von 16—25 cm hohen Stengeln ausgingen, gemessen. Die Zweige, von denen die untersten unmittelbar über der Sandoberfläche sassen und die beinahe rechtwinklich vom Stengel ausgingen, sassen licht; sie waren unverzweigt. In einigen Fällen wuchsen die Stengel aufrecht, in anderen waren sie über den Sand gebogen; ausläuferartige Wurzel waren nicht ausgebildet. Auffallend war die stark leuchtende blutrote Farbe der zahlreichen Blumen, eine Farbe, die sich übrigens auf die 1—2 mm breiten Blätter, bisweilen auch auf Stengel und Zweige ausdehnte, wodurch das Aussehen der Pflanze noch frappanter wurde. GRAEBNER (1910, S. 279) erwähnt, dass die *Rumex acetosella*-Blätter und -Stengel auf den deutschen Binnendünen in der Sonne dunkelrot gefärbt werden. —



Fig. 2. Flugsandform von *Rumex acetosella*. Lohtaja. 18. VII. 1926.  
1/3 natürl. Grösse.

Auch auf anderen sonnigen Standorten hat bekanntlich der Ampfer eine rote Farbe.

Auf Vattaja erschien diese langzweigige *Rumex acetosella*-Form im Flugsande oft in grossen Flecken; doch kam hier auch der gewöhnliche Typ vor, jedoch selten mit dem vorigen vermischt. Auf Tauvo wuchs eine langzweigige Form des Ampfers, die aber mit ausläuferartigen wagerechten Wurzeln versehen war. Hier hatte das Kraut Dünenschilder von 4—5 qm Grösse und 30 cm Höhe gebaut, in denen seine Dichtigkeit 7 war. Dagegen hatte in den weissen Dünen auf Ytterö *Rumex acetosella* den Typ, den RESVOLL beschrieben hat, aber die ausläuferartigen Wurzeln waren wenige und kurz und verliefen anfangs schief aufwärts, um dann in horizontaler Richtung weiterzuwachsen; die Länge der im Sande befindlichen Teile der Sprosse war hier 5—11 cm.

Augenscheinlich wird der Zuwachs des Krautes durch die Menge des zugeführten Sandes beeinflusst. Bei langsamer bzw. geringer Sandzufuhr können die unmittelbar unter der Sandoberfläche wachsenden horizontalen Wurzeln eine grosse Länge erreichen und viele Sprosse erzeugen. Ist die Sandzufuhr dagegen gross, so wird die Ausbildung der genannten Wurzeln eingeschränkt; nach meinen Erfahrungen können solche ganz fehlen, wie z. B. auf dem Flugsandfelde von Vattaja. Auf dem Flugsandfelde von Seiskari, wo die Sandzufuhr relativ gering ist, fand ich *Rumex*-Exemplare mit sprossbildenden horizontalen Wurzeln von 40—120 cm Länge. Die längste Wurzel besass 16 Sprosse; diese waren noch jung und hatten eine Höhe von ca. 1 cm.

Typisch für die *Rumex acetosella*-Individuen auf dem Flugsandfelde von Seiskari war, dass sie auf vermorschenden, im Flugsande begrabenen Kieferstümpfen wuchsen. Von vielen Dünenforschern ist beobachtet worden, dass das Holz der Stümpfe im Flugsande bedeutend schneller vermorscht als die Rinde, die lange wie ein Zylinder um die braune sandgemischte Masse stehen bleibt. In solchem vermorschenden Holz wuchsen wahrscheinlich die meisten der *Rumex*-Individuen des östlichen Dünengebiets von Seiskari; wenn die Pflanzen ausgegraben wurden, blieben an den Wurzeln kleine braune Holzpartikeln hängen.

2. *Honckenya peploides*.

Das Kraut ist früher im Zusammenhang mit der Vegetation der Supra-saline (S. —) besprochen worden; es verdient aber auch hier erwähnt zu werden. Die Pflanze kommt nämlich auf einer grossen Anzahl unserer Flugsandfelder vor, wo sie u. a. in den weissen Dünen angetroffen wird. Obgleich sie gewöhnlich in der Vegetation nicht bestimmend ist, spielt sie doch oft genug eine bedeutende Rolle.

Als in weissen Dünen wachsend wird *Honckenya* von vielen Forschern erwähnt. So hat KLINGE (1886, S. 89) die Pflanze auf den Küstendünen Kurlands gesehen, JÓHNNSSON (1895—96, S. 85) erwähnt sie von den Küstendünen E-Islands, SWELLENGREBEL (1905, S. 188—189) von denen der Niederlande, OSTENFELD (1908, S. 52) von den Küstendünen der Färöer. WARMING (1909, S. 72) hebt hervor, dass das Kraut, obschon es eine Uferpflanze ist, in den weissen Dünen Dänemarks wachsen kann, und nach OLIVER (1913, S. 9) wächst es auf Dünen an der Westküste, nach PEACE (1928, S. 414) auch auf denen der Ostküste Englands. Auch PREUSS (1912, S. 21) sowie TOMUSCHAT und ZIEGENSPECK (1929, S. 193—194) kennen die Pflanze von ähnlichen Standorten auf der deutschen Ostseeküste, wo der Flugsand ihre rechte Umgebung zu bilden scheine; auch LIPPMAA (1932, S. 54) erwähnt das Kraut von weissen Dünen auf der SW-Küste von Estland.

PREUSS (l. c.) erwähnt, dass die *Honckenya*-Dünen nach seinen Erfahrungen keine grössere Höhe als 30—40 cm erreichen könnten, hiernach höre ihr Zuwachs endgültig auf (S. 53). Worauf diese Erscheinung beruht, geht aus seinen Ausführungen nicht hervor. Auf dem Flugsandfelde von Ytterö habe ich, wie früher (S. 38) erwähnt wurde, im Litoral eine *Honckenya*-Düne gesehen, die ca. 400 m lang war und eine Höhe von  $1\frac{1}{3}$  m erreichte. Und im Supralitoral auf demselben Flugsandfelde habe ich lebende Rhizome des Krautes bis zu einer Tiefe von  $\frac{1}{2}$  m verfolgt, von wo aus sie noch tiefer im Sand fortsetzten.

In dem letztgenannten Dünengebiete bildet *Honckenya* eine in die Augen fallende Vegetationsschicht in den supralitoralischen *Elymus*- und *Festuca rubra*-Zonen (Abb. 4). In der ersten, näher am Meere gelegenen Zone bestand die Vegetation aus *Elymus* VI und *Honckenya* VI, 8, in der zweiten Zone aus *Festuca rubra* und *F. r.* v. *arenaria* 7, *Elymus* I und *Honckenya* VI, 8. In den beiden Zonen kamen zahlreiche Samenpflanzen des Krautes vor. Im *Festuca*-Gürtel, dessen Sand in recht hohem Grade gebunden war, besaßen die Individuen des Krautes eine bedeutend geringere Ausdehnung als im *Elymus*-Gürtel, wo der Sand locker war, auch die Sprosse waren in der erstgenannten Zone kürzer und weniger verzweigt.

WARMING erwähnt (1906, S. 73), dass die weissen fleischigen und dicken Rhizomzweige von *Honckenya*, die Jugendform der Rhizome, auf den däni-

schen Dünen im April und Mai wie auch später im Sommer angetroffen werden; auf dem Flugsandfelde von Ytterö fand ich solche noch im Juli. — Auf Tauvo sah ich *Honckenya*-Rhizome von 4—5 m Länge, die einige Zentimeter unter der Sandoberfläche wuchsen.

### 3. *Viola canina*.

*Viola canina* L., Hundsveilchen, wächst in unserem Lande gewöhnlich auf Wiesen und Anhöhen, an Wegerändern, auf offenen Stellen in Wäldern und ähnlichen Standorten und wird auch auf gewissen Flugsandfeldern in S-Finnland angetroffen. In einigen Dünengebieten auf Hangö-udd ist das Veilchen besonders charakteristisch; es kommt hier in recht grosser Menge vor.

POULSEN (1897—1898, S. 267, 273) erwähnt *Viola canina* von weissen und grauen Dünen auf der Insel Anholt im Kattegatt, nach REINKE (1903, S. 62) kommt das Kraut auf grauen Dünen an den Küsten von Schleswig, nach WARMING (1909, S. 107) auf ähnlichen Standorten in Dänemark vor, während LEEGE (1913 a, S. 318) es von Dünen auf Memmert, DARBISHIRE (1924) von stabilen Dünen auf der Westküste Englands erwähnt.

Auf einem Flugsandwall bei Henriksberg auf Hangö-udd wuchs *Viola canina* auf einem Areal von 150 qm (Abb. 8). Das Kraut, dessen Dichtigkeit hier 6—7 war, stand im Schutze eines Zauns und eines auf der Windseite hiervon gelegenen Kieferwäldchens. Es trat in Form grosser fertiler Rasen auf, von denen die grössten einen Durchmesser von 25 cm besaßen. Die Rasen waren hoch eingesandet und ihre Internodien stark verlängert. Von den kompakten verzweigten Rhizomen, welche im Flugsande gewöhnlich vertikal gerichtet waren, gingen zahlreiche sehr verlängerte Sprosse aus, deren Zweige mit den Hauptrhizomen schiefe Winkel bildeten. Die Sprosse, deren Länge im Sande 10—12 cm betrug — die Internodien waren 1—3 cm lang — hatten eine weisslich-rote Farbe. Unmittelbar unter der Sandoberfläche kamen Sprosse mit zahlreichen verwelkten vorjährigen Blättern vor. Mit steigendem Alter nehmen die Rasen an Umfang zu und bei nicht zu starker Einsandung bilden sie Etagen. Das Wurzelsystem wird mit der Zeit sehr ausgedehnt, weil die Knoten der im Sande befindlichen Stängel Wurzeln erzeugen. — In der Blütezeit sind die Rasen mit Blumen übersät.

### 4. *Achillea millefolium*.

*Achillea millefolium* L., Schafgarbe, ist auf trockenem Boden in ganz Finnland häufig. In weissen Dünen wurde das Kraut in grösserer Menge auf den Flugsandfeldern von Ytterö und Marjaniemi angetroffen, auf Kuokkala, Yxpila, Vattaja und Ojakylä kam es in kleineren Flecken vor.



RESVOLL (1906, S. 277—281) erwähnt die Pflanze von dem Flugsandgebiet von Kvitsand, wo sie in sehr offenen Partien im Flugsand wuchs, und gibt eine eingehende morphologische und anatomische Beschreibung derselben. Auf dänischen Dünenheiden ist das Kraut von WARMING (1909, S. 162), auf den Küstendünen Kurlands von KLINGE (1886, S. 89), auf ähnlichen Standorten in England von STEVENSON (1913, S. 164) beobachtet worden; KENOYER (1928, S. 220) rechnet das Kraut zu den Dünenpflanzen Michigans.

Auf dem Flugsandfeld von Marjaniemi wuchs *Achillea millefolium* in einer von *Festuca ovina* und *F. rubra* v. *arenaria* beherrschten Düne, aber an weniger dicht bewachsenen Stellen derselben. Das Kraut trat in Flecken auf, von denen die grössten ca. 5 m im Durchmesser waren; die Dichtigkeit der Sprosse war 6 (Fig. 3).



Fig. 3. *Achillea millefolium* im Flugsand. Marjaniemi. 9. VII. 1927. —  $\frac{1}{3}$  natürl. Grösse.

*Achillea millefolium* erzeugt wagerechte Ausläufer von oft bedeutender Länge; der längste, den ich im Flugsand auf Marjaniemi gemessen habe, war 23 cm lang, die Länge der Internodien betrug  $1-3\frac{1}{2}$  cm. Auf dem genannten Flugsandfeld waren die Spitzen der in horizontaler Richtung wachsenden Ausläufer nach oben gebogen und hatten Sprosse gebildet, die bei der kontinuierlichen Einsandung in vertikaler Richtung verlängert waren; von den Sprossen wiederum gingen wagerechte Stolonen in den Sand. Auf diese Weise waren viele Ausläufer- und Sprossgenerationen entstanden; durch Graben in den Dünen konnte ich wenigstens drei feststellen. Dadurch, dass die Ausläufer reich verzweigt waren, konnte ein *Achillea*-Individuum ein grosses Areal umspannen. — Die fertilen Sprosse, deren Blütenkörbe oft sehr wenige, 10—20, waren, erreichten verschiedene Höhe; die kürzesten waren nur 6—8 cm hoch. Die *Achillea*-Exemplare, die auf den obengenannten Flugsandfeldern wuchsen, waren stark behaart wie die, welche RESVOLL beschreibt.

##### 5. *Leontodon autumnalis*.

*Leontodon autumnalis* L., Löwenzahn, das auf trockenem und feuchtem Grasboden in ganz Finnland häufig ist, wird nicht selten auf unseren weissen

Dünen angetroffen. In der Regel findet sich das Kraut in Dünen ein, deren Sand schon in höherem Grade gebunden ist; sein Auftreten im beweglichen Flugsande hängt gewöhnlich davon ab, dass es in feuchten Depressionen u. dgl., die eingesandet worden sind, gewachsen ist.

WARMING (1909, S. 80—81) erwähnt *Leontodon autumnalis* von älteren grauen Dünen und mehr oder weniger gebundenen weissen Dünen in Dänemark; OSTENFELD (1908, S. 52) hat das Kraut in weissen Dünen auf den Färöern angetroffen. RAUNKIAER (1932, S. 59—69) schildert und untersucht statistisch verschiedene Typen der Pflanze von verschiedenen Standorten in Dänemark; siehe auch TURESSON (1295, S. 177—179).



Fig. 4. *Leontodon autumnalis* aus Flugsand. Tvärminne. 12. VII. 1927. 1/3 natürl. Grösse.

Auf den von mir untersuchten Flugsandfeldern wächst *Leontodon* gewöhnlich isoliert zwischen den übrigen Pflanzen, selten schliessen sich mehrere Individuen zu Gruppen zusammen. In Dünen mit geringer Sandzufuhr sind die vertikalen Rhizome des Krautes niedrig, bei Exemplaren auf dem Flugsandfeld von Ytterö waren sie nur 2—4 cm hoch; die schmalen Blätter waren über die Sandoberfläche gebeugt, aber die Zipfel aufwärts gerichtet. Exemplare, die von der Dorfdüne in Tvärminne mit ihrem beweglichen Sande genommen waren,

besaßen dagegen bis zu 8 cm hohe Rhizome. Einige von diesen hatten sich verzweigt, und aus ihren Gipfeln erhoben sich die blütentragenden Stengel, die eine Höhe von 15—18 cm hatten, bogenförmig über den Sand; auch in diesem Falle waren die Blätter über den Sand ausgebreitet (Fig. 4).

#### 6. *Hieracium umbellatum* v. *dunense*.

*Hieracium umbellatum* v. *dunense* REYN kommt in den Dünengebieten S-Finnlands von der Reichsgrenze auf der Karelischen Landenge im Osten bis zur Landspitze Hangö-udd im Westen vor; auch auf den Dünen am Ladoga-See und auf den Ausseninseln im Finnischen Meerbusen wächst die Pflanze.

Das Kraut findet sich schon in jungen weissen Dünen ein, wo es oft die erste nicht dünenbauende Pflanze ist. Zum Gedeihen fordert es Windschutz; fast nie wächst das Kraut auf der Windseite oder auf dem Kamm der Dünen, wenn nicht vorstehende Dünen den Anprall des Windes brechen und so einigen Schutz gewähren. So wuchs auf dem Flugsandfeld von Kuokkala auf

der Leeseite der Transversaldüne in der Suprasaline *Festuca polesica* VI, *Calamagrostis epigejos* I, *Hieracium umbellatum* v. *dunense* 1, wogegen die Vegetation der Leeseite der landeinwärts gelegenen Dünen, wo der Windschutz noch grösser war, aus *Festuca polesica* VI, *Calamagrostis epigejos* I, *Hieracium umbellatum* v. *dunense* 5 bestand.

Bei starker Einsandung werden die beinahe vertikal wachsenden Rhizome verlängert; sie verzweigen sich spärlich und erzeugen nur wenige Sprosse. Bei schwacher Einsandung verzweigen sich die Rhizome reichlicher und die Sprossbildung wird intensiver, so dass die Pflanzen förmliche Rasen bilden. Das Kraut tritt auf unseren Flugsandfeldern in verschiedenen Formen auf, schmalblättrigen mit 1—2 mm breiten grasartigen, und breitblättrigen mit 5—7 mm breiten Blättern, bei denen die Behaartheit, Grösse und Farbe der Blütenkörbe usw. wechseln kann. Über verschiedene *Hieracium umbellatum*-Rassen siehe TURESSÖN 1922 b (S. 108—109), 1926 (S. 28—32) usw.

Rasenartige *Hieracium*-Individuen können Sand einfangen und kleine Hügel aufbauen, aus welchen die Zweige hervorschiessen. Oft sind diese über die Sandkuppel ausgebreitet; in anderen Fällen wachsen sie aus dieser schräg aufwärts (Abb. 11).

Die Pflanzen der weissen Dünen.

	Ladoga	Karelische Landenge	Finl. Meer- busen	Seiskari	Lavansaari	Hango-udd	Ytterö	Yxpilä	Vattaja	Kalajoki	Tauvo	Simo	Heinö
<i>Cetraria aculeata</i> .....	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Hypnum cupressiforme</i> .....	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Agrostis stolonifera</i> v. <i>maritima</i> H	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>A. tenuis</i> H .....	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Calamagrostis epigejos</i> G .....	+	+	—	+	+	+	—	—	—	—	—	+	—
<i>C. neglecta</i> G .....	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ammophila arenaria</i> G .....	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Deschampsia flexuosa</i> H S .....	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	—	—
<i>Poa annua</i> Th .....	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Festuca ovina</i> H .....	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	+	+
<i>F. polesica</i> H .....	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>F. rubra</i> H .....	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	—	—	+
<i>F. r. v. arenaria</i> H .....	+	+	—	+	+	—	+	—	+	—	—	+	+
<i>Agropyron repens</i> G .....	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>A. r. v. glaucum</i> G .....	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>A. r. v. vulgare</i> G .....	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Elymus arenarius</i> G .....	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Carex arenaria</i> G .....	—	+	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—

	Karelische Landenge		Seiskari	Lavansaari	Hangöudd	Ytterö	Yxpilä	Vattaja	Kalajoki	Tauvo	Simo	Halvoto
	Ladoga	Finn. Meer- busen										
<i>Rumex acetosella</i> H .....	—	+	+	—	—	+	—	—	+	—	+	+
<i>Stellaria graminea</i> H S .....	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	+
<i>Silene maritima</i> H .....	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	+	—
<i>Honckenya peploides</i> H .....	—	+	+	—	+	+	—	—	+	+	+	—
<i>Ranunculus repens</i> H .....	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Erysimum hieraciiifolium</i> H S ..	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Potentilla argentea</i> H S .....	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Rubus idaeus</i> H S .....	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Vicia cracca</i> H S .....	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Lathyrus maritimus</i> H .....	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Sedum acre</i> Ch S .....	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Viola canina</i> H .....	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Galium verum</i> H S .....	—	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Achillea millefolium</i> H S .....	—	+	—	—	—	+	—	—	—	—	—	+
<i>Tanacetum vulgare</i> H S .....	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	+	—
<i>Artemisia campestris</i> H S .....	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Leontodon autumnalis</i> H S .....	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	+
<i>Hieracium umbellatum</i> H S .....	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>H. u. v. dunense</i> H .....	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Empetrum nigrum</i> Ch S .....	+	+	—	—	+	—	—	—	+	—	—	—
<i>Calluna vulgaris</i> Ch S .....	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Arctostaphylus uva ursi</i> Ch S ..	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Thymus serpyllum</i> Ch S .....	—	+	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—

Das biologische Spektrum der Vegetation unserer jungen weissen Dünen beruht auf 22 Pflanzenarten, die aus der obigen Liste hervorgehen, das Spektrum der alten weissen Dünen auf 38 Arten, nämlich auf 21 der erstgenannten — die Therophyten fallen weg — vermehrt um 17 Arten, die später in die Dünen eindringen, und die in der Liste mit S (= spät eingedrungen) gekennzeichnet sind.

Spektrum der Vegetation der jungen weissen Dünen:

	Ch	H	G	Th
Anzahl der Arten	—	13	8	1
Prozentuale Verteilung	—	59.1	36.4	4.5



## Spektrum der Vegetation der alten weissen Dünen:

	Ch	H	G
Anzahl der Arten	5	25	8
Prozentuale Verteilung	13.2	65.8	21.0

Augenfällig ist die grosse Anzahl der mit Wanderorganen versehenen Pflanzen wie *Agrostis stolonifera*, *Honckenya*, *Sedum acre*, *Achillea millefolium*, weiter der Geophyten, der Wurzelwanderer wie *Rumex acetosella*, usw. Dieses Überwiegen der Pflanzen mit kriechenden Organen findet — wie WARMING (1909, S. 287) hervorhebt — in der Lockerheit des Bodens eine Erklärung. Andererseits sichert eine solche Lebensform besser als andere den Bestand der Art im Flugsand.

Die Vegetation der weissen Dünen unserer Flugsandfelder wird dadurch charakterisiert, dass die Hemikryptophyten und Geophyten als die dominierenden Lebensformen im Formationsspektrum hervortreten. Mit steigendem Alter und grösserer Stabilität der Dünen verändert sich das Bild der Vegetation in der Weise, dass die Hemikryptophyten immer mehr dominieren und die Chamaephyten in die Vegetation eindringen.

#### Kap. IV. Die grauen Dünen.

Unter grauer Düne, »graa Dyn«, »dune fixé«, »established«, »fixe dune«, versteht man in der pflanzengeographischen Dünenliteratur eine Düne, deren Pflanzendecke, aus gewissen Phanerogamen nebst Moosen und Flechten bestehend, so dicht ist, dass der Dünensand nicht mehr durchschimmert, und die so die »graue« Farbe der Düne hervorruft.

Die grauen Dünen entwickeln sich aus den weissen, deren typische Pflanzen allmählich verschwinden und durch andere ersetzt werden. Die Ursache liegt teils darin, dass die Sandzufuhr zu den Dünen kontinuierlich abnimmt und schliesslich fast ganz aufhört, teils darin, dass der Sand in den Dünen nicht mehr erneuert wird, wodurch die edaphischen wie chemischen Verhältnisse derselben bedeutende Veränderungen erfahren.

Unsere weissen Dünen gehen recht schnell in graue über, was auch die geringe Höhe der beiden Dünentypen erklärt. Bei diesem Vorgang spielt die säkulare Landhebung eine bedeutende Rolle: indem nach und nach neues Land entsteht, wird dieses von Dünen eingenommen. Dadurch dass die neuen Dünen den landeinwärts treibenden Sand binden und wenigstens in gewissem Grade die Kraft des Windes brechen, befördern sie den Übergang der landeinwärts gelegenen in graue Dünen.

Wenn die Sandzufuhr auf ein Minimum beschränkt wird, hört die Düne auf zu wachsen. Die Dünenpflanzen dagegen setzen ihr Wachstum und ihre Ausbreitung fort, wodurch die Düne immer stabiler wird, teils infolge des Windschutzes, den die benachbarten Pflanzen schenken, teils durch das Netz von dürren Halmen und Blättern, die über die Oberfläche ausgebreitet sind und nicht wie früher von den Winden weggeführt werden. Schliesslich erscheinen in den Oberflächenschichten der Dünen auch einzellige Algen, Hyphen und Moosprotonemata, welche die Sandkörner aneinander binden.

Wenn der Sand eine gewisse Stabilität erreicht hat, finden sich Moose und Flechten ein, die allmählich die Zwischenräume zwischen den primären Pflanzen ausfüllen. Diese werden mit der Zeit aus der Vegetation der Düne ausgemerzt und ihr Charakter als »graue Düne« wird immer ausgeprägter.

Es ist natürlich, dass eine Düne im ganzen genommen nicht durchgehends denselben Entwicklungsgrad in bezug auf die Vegetation aufzuweisen braucht. Besonders wenn die Düne gross ist, können einige Partien derselben noch Züge der weissen Düne bewahren, während andere Teile schon das Stadium der grauen Düne erreicht haben.

Die Veränderung in der Dünenvegetation geschieht im Zusammenhang mit den oben angedeuteten Veränderungen in der Düne selbst. Diese Verhältnisse sind von verschiedenen Forschern studiert worden. JESWIET (1913, S. 361—370) hat durch direkte Messungen nachgewiesen, dass die Wärmestrahlung in einer offenen Düne erheblich grösser ist als in einer pflanzenbekleideten. FULLER (1911, S. 198—200, 205—206) hat festgestellt, dass die tägliche Verdunstung aus pflanzenleeren Flächen der Walddünen beinahe doppelt so gross ist wie aus Dünen mit geschlossener Vegetation und er kommt (1914, S. 199) zu der allgemeinen Folgerung, dass die direkte Ursache der Sukzession der Dünenvegetation darin zu finden sei, dass die Verdunstung der Düne infolge der geschlossener werdenden Vegetation immer mehr abnimmt. Ähnliche Untersuchungen hat auch VOLK (1931, S. 84—88) ausgeführt. Die Einwirkung toter, auf der Oberfläche der Düne abgelagerter Pflanzenteile auf die inneren Verhältnisse der Düne ist nach WARMING (1909, Kap. 13), JESWIET (l. c., S. 374—377) u. a. recht gross. Indessen hebt ROMELL (1922, S. 145—151) im Hinblick auf Waldboden hervor, dass mindestens die Durchlüftung des Bodens nicht in höherem Grade durch die Rohhumusdecke beeinflusst sei. Dass andererseits die Ventilation in der Düne durch Beimischung von Humus in den Sand beeinflusst werden kann, wird von GRAEBNER (1910, S. 224—225) erwähnt; schon kleine Humusmengen, die mit dem Dünen sand vermischt werden, können hemmend auf die Durchlüftung einwirken.

Von grösster Bedeutung für die Beurteilung dieser Fragen sind die Untersuchungen, die SALISBURY (1922, 1925) auf den Dünen bei Blakeney Point in Norfolk ausgeführt hat. Er hat gezeigt, dass die Entwicklung der Vegetation

durch die Auslaugung der Karbonate aus dem Dünensande und der Zunahme der pH-Ionen in demselben bedingt ist. Mit steigendem Alter der Dünen, deren Sand keine Umsetzung mehr erfährt, geht die alkalische Bodenreaktion in eine saure über und hat die Sukzession der Vegetation im Gefolge. Zu ähnlichen Resultaten ist VOLK (l. c.) bei seinen Untersuchungen auf deutschen Binnendünen gekommen. Siehe auch TÜXEN (1928) sowie TOMUSCHAT und ZIEGENSPECK (1929).

Die grauen Dünen in Dänemark werden von WARMING (1909, S. 102–104) in folgende fünf Typen eingeteilt: 1) die *Corynephorus*-Düne, 2) die Flechtendüne, 3) die Moosdüne, 4) die Grönsvaerdüne und 5) die Højstaudedüne. Die erstgenannte erinnert in vieler Hinsicht an unsere älteren *Festuca polesica*-Dünen; die beiden Gräser sind xerophile Rasengräser und ihre Wuchsart mehr oder weniger gleichartig. Während aber *Corynephorus* der sekundären Vegetation der Dünen angehört und sich erst in einem gewissen Altersstadium derselben einfindet, baut *Festuca polesica* selber die Dünen auf, und zwar die weissen, und verschwindet aus den grauen. Zu WARMINGS »Grönsvaerdünen« fand ich in den von mir untersuchten Flugsandgebieten kaum Entsprechungen. Dieser Dünentyp wird dadurch bedingt, dass nährstoffreicher Boden mit dem Flugsande vermischt ist, und er wird durch eine recht üppige Vegetation gekennzeichnet: die Bodenschicht besteht aus einem dichten Moosteppich, die Feldschicht aus einer grossen Anzahl Phanerogamen. Auch die »Højstaudedüne« mit ihrer frisch grünen, verschiedenartigen, aus zahlreichen hohen Phanerogamen bestehenden Vegetation hat keine deutliche Entsprechung in den Dünengebieten, die ich untersucht habe. — Von WARMINGS Typen der grauen Düne kommen somit bei uns nur die Moosdüne und die Flechtendüne vor, die also unsere einzigen grauen Dünen bilden.

#### A. Die Moose der grauen Dünen.

Die typischen Moose unserer Moosdüne sind die folgenden: *Racomitrium canescens* (TIMM) BRID., *Ceratodon purpureus* (L.) BRID., *Polytrichum piliferum* SCHREB. und *P. juniperinum* WILLD.

##### 1. *Ceratodon purpureus*.

*Ceratodon purpureus* ist bei uns häufig in weissen und grauen Dünen, wo er entweder im Dünensande oder gewöhnlicher auf Sandkuchen (siehe unten) wächst. Früher als andere Moose findet sich *Ceratodon* in älteren weissen Dünen ein, wo das Moos sich zwischen den Gräsern und Kräutern ausbreitet.

In der Dünenliteratur wird dieses Moos von grauen Dünen in Deutschland (GERHARDT 1900, S. 233, PREUSS 1912, S. 67, TOMUSCHAT und ZIEGENSPECK

1929, S. 151 u. a.), Dänemark (WARMING 1909, S. 109, 119) und England, Norfolk (RICHARDS 1929, S. 132) erwähnt. WARMING (S. 97) hat es auch in weissen Dünen, in denen der Sandflug schon aufgehört hatte, angetroffen, WATSON (1918, S. 130, 131), TAYLOR (1920, S. 456) und DARBISHIRE (1924) haben *Ceratodon* in beweglichen wie auch in mehr oder minder stabilen Dünen an der Westküste, RICHARDS (l. c., S. 131) in alten weissen Dünen an der Ostküste Englands festgestellt; auf ähnlichen Standorten der holländischen Dünengebiete ist das Moos von KOOPMANS-FORSTMANN und KOOPMANS (1928, S. 211) gefunden worden, während MASSART (1908, S. 50 a) es in trockenen und feuchten Depressionen innerhalb belgischer Flugsandfelder angetroffen hat.

In älteren weissen Dünen, wie z. B. in den *Festuca polesica*-Dünen auf Kuokkala habe ich *Ceratodon purpureus* gefunden, das in Form kleiner Matten von etwa 30—40 cm<sup>2</sup> Umfang entweder den offenen Sand oder die in diesem liegenden Sandkuchen überzog. Hier wuchs das Moos auch in beweglichem Sand, wo es beinahe ganz übersandet war; wurde der Sand entfernt, so trat das Mooslager hervor, das anscheinend durch die Übersandung nicht gelitten hatte. Auf den Flugsandbänken bei Björkskär auf der Landspitze Hangö-udd kam *Ceratodon* zwischen *Elymus* wachsend vor und hatte sogar in der Sandoberfläche befindliche, mit Sandschichten bedeckte, verwelkte Halme des Grases überwachsen. Wenn diese ausgegraben wurden, zeigte sich, dass die Rhizoide des Moores auch an den Halmen befestigt waren.

In grösserer Menge kam *Ceratodon* auf Marjaniemi vor, wo es indessen der Überwachsung durch andere Moose und Flechten ausgesetzt war. Eine bedeutende Rolle in der Sukzession spielt das Moos auf dem Flugsandfelde bei Björkskär. Schon in den näher am Meere gelegenen *Elymus*-Dünen wuchs das Moos entweder im Sande zwischen den Horsten des Grases oder im Sande, der in die Horste selbst getrieben war; auch Sandkuchen sah man hier sowie *Stereocaulon paschale*, das in kleineren Polstern sich über die Moosdecke ausbreitete. In der auf den Strandroggengürtel landeinwärts folgenden *Festuca polesica*-Zone erschien *Ceratodon* in grossen Decken, die weiter landeinwärts einen zusammenhängenden Teppich bildeten.

## 2. *Polytrichum piliferum*.

*Polytrichum piliferum* tritt wie *Ceratodon* in älteren weissen Dünen auf, deren Sand schon mehr oder weniger stabil ist. Bisweilen kann man die runden Spitzen des Moores aus den *Ceratodon*-Teppichen hervorragen sehen; in solchen Fällen ist diese *Polytrichum*-Art früher als *Ceratodon* in den Dünen aufgetreten und so von diesem um- oder überwachsen worden.

In unseren Dünen ist *Polytrichum piliferum* von ungefähr derselben Bedeutung wie *Ceratodon*: es stellt sozusagen den festen Grund dar, auf welchem



andere Moose und Flechten, sogar Phanerogamen Fuss fassen können. Die Fähigkeit des Moores Flugsand zu binden ist verhältnismässig gross, wodurch es befähigt wird durch Zuwachs in gewissem Grade gleichen Schritt mit dem Sande zu halten. Auf dem Flugsandfeld von Kuokkala kam *Polytrichum* in kleinen Polstern vor, die bis zu 5—6 cm eingesandet waren; aus dem Sande erhoben sich die 2 mm hohen Spitzen des Moores.

Das Moos wird in der Dünenliteratur von einigen Forschern erwähnt. Auf grauen Dünen an den Küsten Deutschlands ist es u. a. von GERHARDT (1900, S. 235) und PREUSS (1912, S. 68), auf ähnlichen Standorten in Dänemark von MORTENSEN (1905, S. 84) und WARMING (1909, S. 109), auf Küstendünen in NE-Schottland von STEWART und PATTON (1924, S. 31, 34) und in Holland von KOOPMANS-FORSTMANN und KOOPMANS (l. c., S. 211) angetroffen worden. TÜXEN (1928, S. 83), der die Verhältnisse der Binnendünen in NW-Deutschland im Auge hat, schreibt *Polytrichum piliferum* hohen Pionierwert an Stellen, wo die Verlagerung des Sandes sehr gering ist, zu.

### 3. *Polytrichum juniperinum*.

Die obengenannten Forscher erwähnen auch *Polytrichum juniperinum* als in grauen Dünen der Nord- und Ostseeküste vorkommend. In unseren Dünengebieten ist das Moos viel seltener als die vorige *Polytrichum*-Art; auch es trägt dazu bei, ältere weisse Dünen in graue zu überführen. Bedeutend höher als *Polytrichum piliferum* werdend, besitzt *P. juniperinum* auch grössere Fähigkeit der Einsandung zu entwachsen. In solcher Lage fand ich das Moos auf dem Flugsandfelde von Marjaniemi, wo es beinahe kreisrunde, kuppelförmige Dünen von 75—150 cm Durchmesser und 25—30 cm Höhe gebaut hatte. Die Stengel ragten 3 cm über die Oberfläche der Sandkuppeln empor. Wenn diese aufgedrungen wurden, zeigte sich, dass das Moos die ungewöhnliche Höhe von ca. 25 cm besass, die unterste vermoderte Partie nicht mitgerechnet. Die *Polytrichum juniperinum*-Düne war in ziemlich beweglichem Flugsand auf dem Hange eines bewaldeten und bebauten Dünenplateaus entstanden, und das kräftige Wachstum des Moores war vielleicht durch Rinnsale, die den Hang hinab im Sande flossen, bedingt.

### 4. *Racomitrium canescens*.

*Racomitrium canescens* ist das gewöhnlichste Moos unserer grauen Dünen. Es findet sich im allgemeinen in den alten weissen Dünen später als die drei obenerwähnten Moose ein und scheint das Vorhandensein derselben geradezu vorauszusetzen; in den schon vorhandenen *Polytrichum*- und *Ceratodon*-

Teppichen fasst nämlich *Rhacomitrium* in gewöhnlichen Fällen Fuss und beginnt seine Entwicklung. Vgl. Abb. 18.

Auch auf den Küstendünen der Nord- und Ostsee ist *Rhacomitrium canescens* häufig (GERHARDT 1900, S. 235, JAAP 1902, S. 324, MASSART 1908, S. 272, WARMING 1909, S. 118—119, HILDÉN 1922, S. 7, MALTA 1930, S. 115 u. a.). Oft erscheint das Moos auch auf den in Frage stehenden Küstendünen später als die übrigen Moose, wie PREUSS (1912, S. 67) berichtet, nach *Tortula ruralis* und *Ceratodon purpureus*; WARMING (S. 119) gibt an, dass in gewissen Dünen *Tortula ruralis* sich als erstes Moos einfinde, in anderen dagegen *Rhacomitrium canescens* v. *ericoides* oder *Ceratodon*, oder auch verschiedene *Hypna*. Als eines der frühesten Moose in den weissen Dünen von Ostpreussen wird *Rhacomitrium canescens* von TOMUSCHAT und ZIEGENSPECK (1929, S. 161) erwähnt; auch in den weissen Dünen NE-Schottlands tritt das Moos neben *Polytrichum piliferum*, *P. juniperinum* u. a. als Pionier ein (STEWART und PATTON 1924, S. 34). Auf den Innendünen von Ostschleswig kann *Rhacomitrium canescens* massenhaft als erstes Moos ebenso gut wie *Ceratodon purpureus* und *Polytrichum piliferum* auftreten (ERICHSEN 1928—1930, S. 181).

Wo *Rhacomitrium* in *Polytrichum*- und *Ceratodon*-Polstern auftritt, wächst es im Flugsande zwischen den Stengeln der letztgenannten Moose auf. Die niedrigen *Ceratodon*-Polster werden durch die Invasion des kräftigeren und in höherem Grade sandfangenden Mooses in der Regel schnell eingesandet. In den *Polytrichum*-Teppichen, wo die einzelnen Individuen lichter stehen und höher werden sind die in dem Mooslager wachsenden *Rhacomitrium*-Individuen anfangs kurz verzweigt oder entbehren ganz der Zweige. Sie sind auch so niedrig, dass sie die Spitzen des umgebenden Mooses nicht erreichen. Mit der Zeit wachsen sie indessen in die Höhe, die Verzweigung wird intensiver und nach und nach breitet sich ihre graugrüne Decke aus und bildet über der *Polytrichum*-Matte helle Flecken, die allmählich grösser werden und schliesslich zusammenfliessen.

Bisweilen kann man kleine Gruppen von *Polytrichum*-Kapseln wahrnehmen, die zwischen dem *Rhacomitrium*-Gezweig hervorragen, während man das Moos, von dem sie ausgehen, erst nach genauer Untersuchung bemerkt. Häufig sieht man in den *Rhacomitrium*-Teppichen, die grössere oder kleinere Flächen in unseren grauen Dünen bekleiden, vereinzelte kopfähnliche Spitzen des überwachsenen *Polytrichums*, Enden der wenigen Individuen, die im Höhenzuwachs einigermassen gleichen Schritt mit dem überwachsenen Moos haben halten können. Wenn man dieses aufhebt, findet man unter ihm braune oder schwarze, mit Sand übergezogene Lager von *Polytrichum*.

## B. Die Flechten der grauen Dünen.

Die Flechtendüne nimmt den grösseren Teil der grauen Dünen in Finnland ein. Nur einige dieser Dünen in den von mir untersuchten Flugsandgebieten haben sich direkt aus weissen Dünen entwickelt, die meisten sind aus der Moosdüne hervorgegangen. Auch auf den Küstendünen Dänemarks erscheinen die Moose früher als die Flechten (WARMING 1909, S. 118—119); ebenso treten die Flechten auf den Dünen der Insel Man gleichzeitig oder später als die Moose auf (MOORE 1931, S. 124). Auf gewissen Binnendünen NW-Deutschlands geht das *Weingärtnerietum* direkt in Flechtendünen über (TÜXEN 1928, S. 79—80). Über die Entwicklung der mit Phanerogamen bewachsenen Binnendünen in Flechtendünen siehe auch KOLUMBE (1925) und JURASZEK (1927), und über die Entwicklung der Küstendünen CHRISTIANSEN (1928) u. a.

Die Flechten, die ich auf den grauen Dünen angetroffen habe, sind:

<i>Biatora uliginosa</i> Schrad.	<i>C. cornuta</i> (L.) Schaer.
<i>Peltigera canina</i> (L.) Web.	<i>C. degenerans</i> (Flk.) Spreng.
<i>Cladonia rangiferina</i> (L.) Web.	<i>C. verticillata</i> Hoffm.
<i>C. sylvatica</i> (L.) Rab.	<i>C. pyxidata</i> (L.) Fr.
<i>C. alpestris</i> (L.) Rab.	<i>C. fimbriata</i> (L.) Fr.
<i>C. uncialis</i> (L.) Web.	<i>C. Botrytes</i> (Hag.) Willd.
<i>C. furcata</i> (Huds.) Schrad.	<i>Stereocaulon paschale</i> (L.) Fr.
<i>C. rangiformis</i> Hoffm.	<i>S. condensatum</i> Hoffm.
<i>C. squamosa</i> (Scop.) Hoffm.	<i>Cetraria islandica</i> (L.) Ach.
<i>C. gracilis</i> (L.) Willd.	<i>C. aculeata</i> (Schreb.) Fr.

Von diesen 20 Flechtenarten, von denen gewiss auch Varietäten auf unseren Dünen vorkommen, verdienen folgende 6 in diesem Zusammenhange näher erwähnt zu werden: *Cetraria aculeata*, *C. islandica*, *Cladonia rangiferina*, *C. sylvatica*, *C. alpestris* und *Stereocaulon paschale*, da sie die häufigsten sind und den grauen Dünen ihr Gepräge geben.

### 1. *Cetraria aculeata*.

*Cetraria aculeata* ist in Finnland auf trockenen Standorten, Felsen, Heiden usw. häufig. Sie ist eine auf den Dünen oft wiederkehrende Flechte und tritt schon in der weissen Düne auf; öfter findet man sie jedoch auf der grauen Düne. Sie ist oft in der Dünenliteratur als in beweglichem oder stabilem Flugsand vorkommend erwähnt. So tritt sie nach GALLÖE (1908, S. 290) in der »*Ammophila*-Formation» auf, wo sie von dem Grase abhängig ist; auch erwähnt er ihr Vorkommen in der grauen Düne. Nach MORTENSEN (1905, S. 84) kommt *Cetraria aculeata* als erste Flechte in der *Weingärtneria*-Düne vor. WARMING (1909, S. 81, 109, 110), PREUSS (1912, S. 67), TÜXEN (1928,

S. 83) u. a. geben an, dass diese Flechte auf weissen und grauen Dünen wachse.

Auch in den Dünengebieten Finnlands findet sich *Cetraria aculeata* auf verschiedenen Standorten. In weissen Dünen kommt die Flechte auf der Landspitze Hangö-udd vor, wo sie auf den Flugsandbänken bei Björkskär und dem Flugsandfelde auf Tulludden zwischen den *Festuca polesica*-Rasen auftritt. In dem beweglichem Sande der Dünen hält sich die Flechte mit Hilfe ihrer tief im Sande liegenden Thalluszweige und ihrer Rhizine, die sich an die Sandkörner heften, fest. Sie ist indessen nur lose im Sande verankert; wirklich gebunden wird sie nur, wenn sie in die Horste der Dünenschwingel eindringt und hier von den Blättern oder Sprossen des Grases durchwachsen wird. RÄSÄNEN (1927, S. 64) erwähnt, dass die Flechte Übersandung dadurch entgehe, dass sie mit dem Winde über die Sandoberfläche rolle. Ihr Treiben in Massen über der Sandoberfläche erwähnen STEWART und PATTON (1924, S. 34).

## 2. *Cetraria islandica*.

*Cetraria islandica*, Isländische Flechte, hat vielleicht eine grössere Bedeutung in unseren Dünengebieten als die vorige. Die auf Bergen, Heiden, in trockenen Wäldern usw. auftretende hohe Flechte wird kaum in beweglichem Flugsande angetroffen, sie kommt aber in grauen Dünen vor. Sie wird selten in der Dünenliteratur erwähnt; GERHARDT (1900, S. 230), TOMUSCHAT und ZIEGENSPECK (1929, S. 151—152) und PREUSS (1912, S. 67) teilen mit, dass sie auf grauen Dünen an der Küste Deutschlands auftrete.

Die Isländische Flechte habe ich auf nur wenigen von mir besuchten Flugsandfeldern angetroffen: Kuokkala, Syndalen, Björkskär, Yxpila und Tiironhiekkä. Sie tritt hier spärlich auf, ist aber bei der Entwicklung der Moosdüne zur Flechtendüne von gewisser Bedeutung.

*Cetraria islandica* wächst auf den obengenannten Flugsandfeldern auf übersandetem Moos. So trat sie auf Kuokkala in grosser Dichtigkeit (6—7) über *Rhacomitrium canescens* wachsend auf, das sich seinerseits zwischen den Rasen in einer ehemaligen *Festuca polesica*-Düne ausbreitete. Wenn die Flechte aufgehoben wurde, sah man das eingesandete Moos unter derselben; dieses war teils lebend, teils vertrocknet. Über *Rhacomitrium* zwischen *Elymus* kam *Cetraria islandica* nebst *Stereocaulon paschale* auf Yxpila und Tiironhiekkä vor.

## 3. *Cladonia rangiferina*, *C. sylvatica* und *C. alpestris*.

*Cladonia rangiferina*, *C. sylvatica* und *C. alpestris*, Die Renntierflechten, habe ich auf gewissen untersuchten Flugsandfeldern angetroffen, wo sie so-



wohl in beweglichem als in fixiertem Sande vorkommen und verhältnismässig beträchtliche Areale bewachsen können. Auch innerhalb der Dünengebiete Deutschlands (GERHARDT 1900, S. 232, PREUSS 1912, S. 67, TOMUSCHAT und ZIEGENSPECK 1929, S. 151—152) und Dänemarks (GALLÖE 1908, S. 290, WARMING 1909, S. 109, 110, 111) wächst *Cladonia rangiferina* in weissen und grauen Dünen. Aus stabilen Dünen in Belgien und England wird die Flechte von MASSART (1908, S. 44a) resp. MARSH (1915, S. 79) und Mc LEAN (1915, S. 126) erwähnt.

In beweglichem Sande kommt *Cladonia sylvatica* zwischen den jungen *Elymus*-Dünen auf den Flugsandbänken bei Björkskär vor. In grauen Dünen wird *C. rangiferina* auf Kuokkala angetroffen, wo sie in recht grossen Arealen auf den *Rhacomitrium canescens*-Teppichen wächst, die ganz von den dichten Sträuchern der Flechte verborgen waren. Aus der Flechtendecke ragten kümmernde *Festuca polesica*-Rasen und niedrige Stengel von *Hieracium umbellatum* v. *dunense* hervor; die Phanerogamen waren sowohl von dem Moose als von der Flechte umwachsen.

Auf den genannten Flugsandbänken wuchsen *C. rangiferina* und *C. sylvatica* teils in offenem Sande, teils auch an kümmernden *Elymus*-Halmen; die Podetien der Flechten hatten entweder die Halme umwachsen oder die Rhizinen waren in Ritzen der verwelkten Halme eingedrungen und hatten sich in diesen festgesetzt. Auf dem windgeschützten Flugsandfelde von Hyypä fand ich *C. alpestris* im Flugsande wachsend.

#### 4. *Stereocaulon paschale*.

*Stereocaulon paschale* wächst auf fast allen von mir untersuchten Flugsandfeldern meist in grauen Dünen, doch kommt die Flechte auch im beweglichen Sande vor. In Deutschland und Dänemark wird sie u. a. von GERHARDT (1900, S. 232) bzw. WARMING (1909, S. 116) als auf Dünen wachsend erwähnt; auch hier bevorzugt sie stabilen Sand.

Das *Stereocaulon* unserer grauen Dünen wächst in der Regel auf einer Moosunterlage. Auf Kuokkala bildete die Flechte dichte Teppiche, in deren lichter Partien Spitzen des überwachsenen *Rhacomitrium canescens* erkennbar waren und durch welche reliktenähnliche *Festuca polesica*, *Calamagrostis epigejos* und *Hieracium umbellatum* v. *dunense* ihre Stengel hervorgetrieben hatten. In den ehemaligen *Elymus*-Dünen auf den Flugsandfeldern bei Yxpila und Tiironhiekkä erschien *Stereocaulon paschale* auch über *Rhacomitrium canescens* wachsend. — Die Flechte wächst zwischen den Stämmen bzw. den Zweigen der Moose im Sande auf und breitet sich allmählich über diese aus, wie ich u. a. auf dem Flugsandfelde von Marjaniemi wahrnehmen konnte, wo *Polytrichum piliferum* in kleineren Polstern die Unterlage der Flechte bildete.

Die Entwicklung der letztgenannten konnte sukzessiv von dem jungen beinahe unverzweigten Individuum, das noch nicht die Wipfel des Mooses, zwischen dessen Stengeln es wuchs, erreicht hatte, über dem ein wenig älteren, dessen Zweige sich schon zwischen die Moosstengel und über ihre Spitze erstreckten, bis zu den kompakten Flechtenmatten, die das Moos ganz verbargen, verfolgt werden. Unter der Flechtendecke wurde *Polytrichum* teils lebend, teils vermodert angetroffen. Wenn die Flechte aufgehoben wurde, folgten Teile des Mooses, an denen die Rhizinen von *Stereocaulon* befestigt waren, mit.

Dasselbe Schicksal wie *Polytrichum* erleidet auch *Rhacomitrium*. Dieses Moos besitzt indessen grössere Voraussetzungen als jenes einer Invasion von *Stereocaulon* widerstehen zu können: seine Höhe ist bedeutender, es bildet Zweige, die in dem Zweigwerk der Flechte wachsen können und so reichlich Licht und Niederschläge empfangen. Unter solchen Umständen kann das Moos lange in dieser unnormalen Lage leben. Nach und nach breitet sich *Stereocaulon* in immer umfangreicheren und kompakteren Matten aus, womit die Moosdüne in eine Flechtendüne übergeht.

Für das Verhältnis zwischen Moos und Flechte hat MC WHORTER (1921, S. 321—324) durch Kulturversuche gezeigt, dass Flechten gewisse Moose überwachsen und sie teils durch wirklichen Parasitismus, teils durch Erstickung töten können. Er konnte mikroskopisch feststellen, wie die Flechtenhyphen in die Zellen der Moose hineingewachsen waren.

In einem der von mir untersuchten Dünengebiete, nämlich auf dem Flugsandfeld auf der N-Küste von Seiskari, entwickelt sich die weisse *Festuca polesica*-Düne zu einer Flechtendüne ohne Vermittlung von Moosen. Schon infolge seiner Orientierung gegen N ist das Flugsandfeld selten den Winden ausgesetzt; gegen SW—E wird es durch Wald geschützt. Die Sandzufuhr ist zur Zeit klein.

Die fraglichen *Festuca polesica*-Dünen hatten eine Höhe von bis zu 1 m erreicht. Das Gras trat hier mit der Dichtigkeit VI auf; von anderen Phanerogamen kam hier nur *Hieracium umbellatum* v. *dunense* (6) vor. Manche der älteren Dünen waren mit Flechten bewachsen, die neben zahlreichen Sandkuchen hauptsächlich auf dem Gipfel der Düne angetroffen wurden, wo sie in dem offenen Sande zwischen den Phanerogamen einen Teppich bildeten, der jedoch nicht geschlossen war. Überwiegend war hier *Cladonia sylvatica*, eingesprengt kamen *C. rangiferina* und *Stereocaulon paschale* vor, die Sandkuchen waren mit Flechtenthalli und *Ceratodon purpureus* bewachsen. Den Abhang hinab wurde die Flechten- und Sandkuchendecke kontinuierlich lichter, im Flugsande an dem Fusse der Dünen sah man nur einige wenige Sandkuchen und *Cladonia*-Sträucher.

Von einer eigentümlichen Sukzessionsserie berichtet RICHARDS (1929, S. 127—135) auf den Dünen bei Blakeney Point. Die weissen Dünen gehen in

Moosdünen über und diese nach und nach in Flechtendünen. Dadurch aber, dass eine aus Phanerogamen bestehende Heidevegetation in die Düne eindringt, werden die Flechten grösstenteils ausgemerzt, während die Moose sich erholen und ihre verlorene Stellung wieder erlangen.

### 5. Die »Sandkuchen«.

Die Sandkuchen sind auf der Oberfläche des Flugsandes liegende uhrglasförmige feste Bildungen von Sand, deren Körner durch Hyphen oder Moosprotonemata vereinigt sind. Sie treten in Dünensand, der nicht mehr fliegt, auf, und ihre Grösse und Anzahl nimmt mit dem Alter der Düne zu.

Die Sandkuchen werden in der älteren Dünenliteratur u. a. von MENZ (1900 b) und WARMING (1909) erwähnt; der letztgenannte gibt (S. 93—95) eine gute Beschreibung von ihnen.

Die Hyphen, welche die Sandkörner zu »Kuchen« vereinigen, gehören nach KUPFFER (1924), der Sandkuchen von der Küste Lettlands untersuchte, einer Flechte *Stereonema chthonoblastes* an, die sich in einem ursprünglichen Myzelstadium befindet. Nach ERICHSEN (1928—1930, S. 91—92) werden die Sandkuchen Ostschleswigs von einer dem Flugsande angepassten Flechte, *Lecidea uliginosa* var. *chthonoblastes*, die zu keiner eigentlichen Lagerbildung kommt, da sie mit dem steigenden Sand wächst, aufgebaut.

Die auf unseren Flugsandfeldern auftretenden Sandkuchen sind von Hyphen und Moosprotonemata, die entweder in denselben oder in verschiedenen Sandkuchen vorkommen, durchflochten.

Die Flechten, die ich auf den Sandkuchen wachsend gefunden habe, sind: *Biatora uliginosa* (augenscheinlich die obenerwähnte Varietät), *Cladonia rangiferina*, *C. sylvatica*, *C. gracilis*, *C. pyxidata*, *Stereocaulon paschale*; es sind beinahe dieselben Arten, die WARMING (l. c.) erwähnt.

In diese »Flechtenkuchen« dringen indes allmählich Moose ein, die sie in »Mooskuchen« verwandeln. Die hierbei wirksamen Moose sind die auf unseren grauen Dünen häufigen Arten, *Ceratodon purpureus*, *Polytrichum piliferum* und *Rhacomitrium canescens*. Andererseits habe ich Fälle notiert, wo Sandkuchen in eingesandeten Moosmatten entstanden waren. So traf ich Sandkuchen in einem *Polytrichum piliferum*-Bestand auf dem Flugsandfelde von Syndalen; die 5—6 cm dicken Bildungen waren von unregelmässiger Form und von den Moosstengeln, deren obere Teile bis zu  $\frac{1}{2}$  cm Länge frei waren, durchzogen.

Auch auf toten Rasen bzw. Horsten von *Festuca polesica* und *Elymus* habe ich Sandkuchen angetroffen. In den beiden Fällen waren die Rasen an der Sandoberfläche abgebrochen, ihre Halme waren wie abgeschnitten und der übrige Teil des Rasens erschien wie eine Bürste mit ebener Oberfläche; auf

der horizontalen Fläche, die sich nur wenig aus dem Sande erhob, hatten sich die Sandkuchen ausgebildet. Ein solcher, der auf toter *Festuca* entstanden war, besass einen Durchmesser von 6 cm; die Dicke war in der Peripherie ca. 1 cm, im Zentrum 2—3 cm. Die letztgenannten Sandkuchen waren gewöhnlich mit *Biatora uliginosa* oder jungen *Cladonia*-Thalli, in einigen Fällen mit lichtem *Rhacomitrium canescens* bewachsen.

### C. Die Phanerogamen der grauen Dünen.

Die eigentlichen Flugsandpflanzen *Elymus arenarius*, *Festuca polesica*, *Calamagrostis epigejos*, *Hieracium umbellatum* v. *dunense* u. a. vermögen lange in den grauen Dünen fortzukommen. Aber hier sind die Voraussetzungen für ihr Gedeihen entschieden schlechter als in dem beweglichen Flugsande; sie werden entkräftet, sie welken und werden allmählich ausgemerzt. In ihrem Schwächezustand können sie sich gegen die Kryptogamen nicht behaupten, deren Zuwachs und Ausbreitung sie nicht verhindern können.

Der Strandroggen ist in dieser Hinsicht sehr typisch. In Zusammenhang mit den in der Düne sich vollziehenden Veränderungen wird die Wuchskraft des Grases vermindert, der Horst wird lichter, die Höhe des Halmes kleiner, die Ähre kürzer; auch die Ausbildung der Ausläufer wird eingeschränkt und hört nach und nach ganz auf. So besaßen die *Elymus*-Individuen auf den näher am Meere gelegenen, mit kurz vorher angespültem Sand versehenen Abschnitten der Flugsandbänke bei Björkskär eine Höhe von 110 cm; die Individuen dagegen, die in der mit Flechten bewachsenen inneren Partie der Bank vorkamen, waren nur 90 cm hoch. Bei den letztgenannten konnte man welkende und schon tote Blätter auf Halmen, die keine Ähren mehr ausbildeten, wahrnehmen; stellenweise sah man auch tote Strandroggenhorste.

Auch *Festuca polesica* erleidet in ähnlicher Lage eine deutliche Verschlechterung, wenn der Schwingel auch mit grösserer Zähigkeit als der Strandroggen den ungünstigen Verhältnissen zu widerstehen vermag. Seine Höhe ist in der grauen Düne erheblich kleiner als in beweglichem Flugsande; so mass ich auf der obengenannten Flugsandbank an Exemplaren im beweglichen Sande 35—40 cm Höhe, während die in dem ältesten Teil der Bank wachsenden Exemplare nur 30—35 cm hoch waren.

*Juncus balticus* erreicht in beweglichem Dünensande bei uns eine Normalhöhe von 35—50 cm. In dem gebundenen Sand der grauen Dünen betrug die Höhe in einigen Fällen 35—25 cm, in anderen 20—18, sogar 15 cm. — Auch der Abstand zwischen den Sprossen auf dem Rhizom ist kleiner, je mehr fixiert der Sand ist. Während dieser Abstand in beweglichem Sande nach meinen Erfahrungen ca. 1 cm ist, beträgt er im gebundenen Sande ein oder einige Millimeter.



Auch *Honckenya* erfährt eine deutliche Degeneration: in stabilem Sand ist sie niedriger, die Zweige sind kürzer und geringer an Zahl; auch vollkommen unverzweigte Individuen kann man in dem Moos- oder Flechtenmatten der grauen Düne antreffen.

In diesem Zustand ist es für die Phanerogamen unmöglich den Konkurrenzkampf mit den Kryptogamen zu bestehen. So findet man *Elymus*, dessen in der Sandoberfläche gelegene Rhizome mit Moosen bzw. Flechten überwachsen sind, durch deren oft dicke Teppiche welkende Halme des Grases hervorragen. Auch *Festuca polesica* wird mit der Zeit von Moosen und Flechten umwachsen. Auf dem Flugsandgebiet bei Kuokkala beispielsweise hatte *Rhacomitrium canescens* den Schwingel ganz umgeben, dessen lichte, besenförmige, aus nur wenigen Sprossen bestehende Rasen eigentümlich zusammengedrückt erschienen. Dies gilt auch für *Hieracium umbellatum* v. *dunense*, dessen Stengel und Blätter von den umgebenden Moosen oder Flechten gezwungen waren aufwärts zu wachsen im Gegensatz zu dem Verhältnis in freier Lage. *Calamagrostis epigejos* ist in grauen Dünen oft steril und kriechend. Niedrige Pflanzen wie *Honckenya peploides* habe ich auf den stabilen Dünen bei Björkskär in den dichten Polstern der *Cladonia sylvatica*, von denen das Kraut ganz um- und überwachsen war, gesehen.

Allmählich verschwinden die obenerwähnten Phanerogamen, die in den grauen Dünen reliktenähnlich auftreten, und werden nicht durch Verjüngung ersetzt. Der dicht geschlossene Moos- und Flechtenteppich fängt nämlich die Früchte bzw. die Samen auf; diese keimen entweder nicht oder sie erzeugen Keimpflanzen, die in dem Teppich bald zugrunde gehen.

Indessen werden diese Phanerogamen nach und nach von anderen, die typisch Heidevegetation bilden, ersetzt (vergl. die Artenliste). Diese Phanerogamen treten auf unseren grauen Dünen nur vereinzelt auf; es sind die Moose und die Flechten, die den grauen Dünen ihr Aussehen verleihen, was mit der Geschwindigkeit, womit die Entwicklung der Vegetation vor sich geht, zusammenhängt.

Die graue Düne bildet nämlich kein Endstadium in der Sukzession unserer Küstendünen. Vielleicht schon bevor die kryptogame Vegetation in der Düne dominierend geworden ist, macht diese Nadelbäumen Platz, womit der Übergang in die Walddüne eingeleitet ist. So sind einige der grauen Dünen auf der N-Küste von Seiskari, auf den Flugsandfeldern bei Kuokkala, Tulludden, Ytterö und Röytänhiekkä mit licht stehenden jungen Kiefern verschiedenen Alters bewachsen. Auf dem letztgenannten Flugsandfelde waren die Kiefern 4—10 Jahre alt, auf den übrigen gewöhnlich 15—20 Jahre. Auf keinem der von mir untersuchten Flugsandfelder habe ich indessen ganz junge Kieferpflanzen gesehen.

Die Kiefern, die entweder kleine Gruppen bildeten oder einzeln standen, waren gut gewachsen und besaßen im allgemeinen breite Pyramidenform.

Die Sukzession der Vegetation auf den von mir untersuchten Flugsandfeldern geht ungefähr in der gleichen Weise vor sich wie auf den baltischen (KUPFFER 1925), deutschen (GERHARDT 1900, GRAEBNER 1910, PREUSS 1912, CHRISTIANSEN 1928, TOMUSCHAT und ZIEGENSPECK 1929), dänischen (WARMING 1909), südfranzösischen (KÜHNHOLTZ-LORDAT 1923), nordostschottischen (STEWART und PATTON 1924) u. a. Dünen. In gewisser Hinsicht machen sich indes Verschiedenheiten bemerkbar. In den baltischen Dünengebieten scheinen die Sukzessionsstadien in eigentümlicher Weise ineinander zu fließen (siehe KUPFFER l. c.): *Pinus silvestris* findet sich schon auf Dünen ein, deren Vegetation, aus *Elymus*, *Ammophila*, gewissen Kräutern und Zwergsträuchern bestehend, noch offen ist. Infolge der durch den Eintritt der Kiefer bedingten veränderten Beleuchtungsverhältnisse werden die genannten Gräser nach und nach ausgemerzt und durch *Festuca polesica*, *F. rubra* v. *arenaria* u. a. ersetzt. Allmählich finden sich verschiedene Dünen- und Waldmoose, Flechten und Sträucher ein, die Pflanzendecke schliesst sich und ein moosreicher Heidewald oder ein flechtenreicher Kiefernwald ist entstanden. — Auf den von mir untersuchten Flugsandfeldern findet sich die Kiefer erst dann ein, wenn die Sukzession das Stadium der grauen Düne mit geschlossener Vegetation erreicht hat, aus der *Elymus* gewöhnlich schon verschwunden ist.

#### Die Pflanzen der grauen Dünen.

	Karelische Landenge am Finn. Meerb.	Seiskari	Hangö- udd	Yxpila	Simo	Hailuoto
<i>Biotora uliginosa</i> .....	—	—	+	—	—	—
<i>Peltigera canina</i> .....	+	—	+	—	+	—
<i>Cladonia rangiferina</i> .....	—	+	+	—	—	—
<i>C. sylvatica</i> .....	+	+	+	—	+	—
<i>C. alpestris</i> .....	—	—	—	—	—	+
<i>C. uncialis</i> .....	—	—	+	—	—	—
<i>C. gracilis</i> .....	—	—	+	—	—	—
<i>C. cornuta</i> .....	—	—	+	—	+	—
<i>C. verticillata</i> .....	—	—	—	—	+	—
<i>C. pyxidata</i> .....	+	—	+	—	—	—
<i>C. Botrytes</i> .....	—	—	—	—	+	—
<i>Stereocaulon paschale</i> .....	+	+	+	+	+	+
<i>S. condensatum</i> .....	—	—	—	—	+	+
<i>Cetraria islandica</i> .....	+	—	+	+	+	—
<i>C. aculeata</i> .....	+	—	+	—	—	—

	Karelische Landenge am Finn. Meerb.	Seiskari	Hango- udd	Yxpilä	Simo	Hailuoto
<i>Ptilidium ciliare</i> .....	—	—	+	—	—	—
<i>Ceratodon purpureus</i> .....	+	+	+	+	+	+
<i>Polytrichum juniperinum</i> .....	—	—	—	—	+	+
<i>P. piliferum</i> .....	+	—	+	—	+	+
<i>Rhacomitrium canescens</i> .....	+	—	+	+	+	—
<i>Agrostis capillaris</i> H .....	—	—	+	+	—	+
<i>Calamagrostis epigejos</i> G .....	+	—	—	—	—	—
<i>Deschampsia flexuosa</i> H .....	—	—	+	+	—	—
<i>Poa pratensis</i> G .....	—	—	+	—	—	—
<i>Festuca ovina</i> H .....	—	—	—	—	+	+
<i>F. polesica</i> H .....	+	+	+	—	—	—
<i>F. rubra</i> H .....	—	—	+	—	—	+
<i>F. r. v. arenaria</i> H .....	+	—	+	—	—	+
<i>Elymus arenarius</i> G .....	—	—	+	+	+	+
<i>Carex Goodenowii</i> G .....	—	—	+	—	—	—
<i>Luzula multiflora</i> H .....	—	—	+	—	—	—
<i>Rumex acetosella</i> H .....	—	—	+	+	+	+
<i>R. crispus</i> H .....	—	—	+	—	—	—
<i>Stellaria graminea</i> H .....	—	—	+	+	+	—
<i>S. longifolia</i> H .....	—	—	—	+	—	—
<i>Sagina nodosa</i> H .....	—	—	+	—	—	—
<i>Silene maritima</i> H .....	—	—	—	—	+	—
<i>Honckenya peploides</i> H .....	—	—	+	—	+	—
<i>Potentilla argentea</i> H .....	—	—	+	—	—	—
<i>Sedum acre</i> Ch .....	—	—	+	—	—	—
<i>Chamaenerium angustifolium</i> H ....	—	—	—	—	+	—
<i>Plantago maritima</i> H .....	—	—	+	—	—	—
<i>Galium verum</i> H .....	—	—	+	—	—	—
<i>Achillea millefolium</i> H .....	—	—	—	+	—	—
<i>Tanacetum vulgare</i> H .....	—	—	—	—	+	—
<i>Hieracium umb. v. dunense</i> H ....	+	+	—	—	—	—
<i>Leontodon autumnalis</i> H .....	—	—	+	—	—	+
<i>Solidago virgaurea</i> H .....	—	—	—	—	+	—
<i>Pinus silvestris</i> M .....	+	+	+	—	—	—
<i>Juniperus communis</i> N .....	—	—	+	—	—	—
<i>Betula verrucosa</i> N .....	—	—	—	—	+	—
<i>Myrica gale</i> N .....	—	—	+	—	—	—
<i>Sorbus aucuparia</i> N .....	—	—	—	—	+	—
<i>Empetrum nigrum</i> Ch .....	+	—	+	—	+	+
<i>Thymus serpyllum</i> Ch .....	—	—	+	—	—	—
<i>Vaccinium uliginosum</i> Ch .....	—	—	—	—	+	+

Das biologische Spektrum der Vegetation der grauen Dünen in Finnland geht aus der folgenden Tabelle hervor.

	M	N	Ch	H	G
Anzahl der Arten	1	4	4	23	4
Prozentuale Verteilung	2.8	11.1	11.1	63.9	11.1

Ein Vergleich mit dem Spektrum der Phanerogamenvegetation der weissen Dünen (S. 73) zeigt, dass in den grauen Dünen einerseits die Anzahl der Geophyten als Repräsentanten der Rhizompflanzen absolut wie relativ geringer ist — in alten grauen Dünen werden viele von ihnen sogar ausgemerzt — dass anderseits die Anzahl der Holzpflanzen — M, N, die meisten Ch — beinahe doppelt so gross ist, während die prozentuale Verteilung der Hemikryptophyten ungefähr dieselbe wie in den älteren weissen Dünen ist.

## Kap. V. Die Strauchdünen.

Strauchdünen (Busk-Klit, buschige Düne) sind Dünen, deren dominierende Vegetation aus Sträuchern besteht. Sie treten in zwei Typen auf, die man in bezug auf die Vegetation als primäre und sekundäre Dünen bezeichnen kann (vergl. SERNANDER, 1905). Die primären Dünen sind von den Sträuchern selbst gebaut; die Holzpflanzen des zweiten Dünentypes sind sekundär in schon vorhandene Dünen und zwar graue Dünen eingedrungen.

Auf den von mir untersuchten Dünengebieten ist unter den Strauchdünen der primäre Typ allein herrschend. Es liegt in der Natur der Sache, dass der Zufall bei der Entstehung dieser Dünen mitgewirkt hat. Sie sind in der Regel von Pflanzen gegründet, die auf Marschwiesen, an Bächen und Flüssen, auf See- und Meeresufern oder in einzelnen Fällen auf trockenen Standorten wachsen, also auf verschiedenartigem versandetem Boden. Dass die Sträucher sich in den selbstgebauten Dünen zurecht finden, ist von ihrem Verhalten gegenüber dem Sand abhängig. Die im Sand versteckten Stämme und Zweige senden einerseits Adventivwurzeln aus, die die Feuchtigkeit des Sandes aufnehmen, und erzeugen anderseits neue Sprosse, welche Assimilationsorgane, die in der Düne begraben worden sind, ersetzen.

In der Dünenliteratur werden primäre Strauchdünen aus verschiedenen Ländern erwähnt: so hat COWLES (1899, 1901) solche von den Ufern des Michigan-Sees, CORNISH (1897) von Nordafrika, WARMING (1897—98, 1909), DARBISHIRE (1924) u. a. von den Küsten der Nordsee, PREUSS (1912) usw. von denen der Ostsee geschildert.

Es scheint indessen, als ob die primären Dünen auf den obenerwähnten Küsten bedeutend seltener seien als die sekundären. Dünen des letztgenann-



ten Typs, die von WARMING (l. c.), PREUSS (l. c.), REINKE (1912) u. a. beschrieben sind, dürften auf unseren Küsten sehr selten sein; in den von mir untersuchten Dünengebieten fehlen sie ganz, da die grauen Dünen, aus welchen sie sich an den erwähnten Küsten entwickeln, in Finnland schnell in bewaldete Dünen übergehen. Im folgenden werden Dünen des primären Typs, die auf vielen unserer Flugsandfelder angetroffen sind, geschildert.

Von Zwergsträuchern, die bei uns Dünen bauen, nennen wir *Salix repens*, *Ledum palustre*, *Empetrum nigrum*, *Arctostaphylos uva ursi*, von Sträuchern *Juniperus communis*, und von Hochsträuchern *Salix acutifolia* nebst strauchartiger *Alnus glutinosa* und *A. incana*.

### 1. *Salix repens*.

*Salix repens* L., Kriechweide, kommt in den südlichen und mittleren Teilen unseres Landes vor, wo sie auf Sandboden, feuchten Wiesen, in Wäldern, an Ufern von Gewässern usw. wächst. Der Zwergstrauch wird in der Dünenliteratur für verschiedene Länder erwähnt. An den Küsten Englands und Schottlands ist die Weide in beweglichen Dünen (ORR 1912, S. 63), in grauen Dünen (WORTHAM 1913, S. 298), in trockenen Depressionen zwischen Dünen (STEWART und PATTON 1924, S. 32, DARBISHIRE 1924) angetroffen worden. Innerhalb der Dünengebiete Dänemarks kommt sie nach WARMING (1906, S. 169) auf Sandmarsch, in Dünentälern (1909, S. 90), auf weissen (S. 68—69) und grauen Dünen (S. 135) usw. vor. GRAEBNER (1910, S. 255) erwähnt sie von Dünenheiden an den Küsten Deutschlands, NILSSON (1905, S. 320) von Dünenfeldern auf der W-Küste Schonens usw., KLINGE (1886, S. 86) von den Flugsandgebieten an der N-Küste Kurlands.

*Salix repens* tritt in vier von mir untersuchten Dünengebieten am Bottnischen Meerbusen auf, nämlich auf den Flugsandfeldern von Ytterö und Yxpila, wo der Zwergstrauch spärlich in den Erosionsmulden vorkommt, sowie auf Vattaja und Tauvo, wo er auf ehemaligem Marschland, das in Flugsandfelder übergegangen ist, angetroffen wird. Auf den beiden letztgenannten Flugsandfeldern (früheren Verlandungsflächen) bildet *Salix repens* im Supralitoral eine 10—70 m breite und ca. 500 m lange Zone parallel zum Wasser-saum, die landeinwärts von einer Laubbaumdüne begrenzt wird.

Auf dem Flugsandfeld von Yxpila, das effektiv gegen Winde geschützt ist und wo keine Sandzufuhr mehr stattfindet, habe ich Weidendünen von ca.  $\frac{1}{2}$  m Höhe und 2—3 m Durchmesser angetroffen. Die Dünen waren infolge der Wuchsweise des Zwergstrauches schildförmig; augenscheinlich war jede Düne von einem einzigen Weidenindividuum gebaut worden.

Wenn solche niedrigen schildförmigen *Salix repens*-Dünen Einsandung ausgesetzt werden, erhalten sie mit der Zeit Kuppelform; so sahen z. B. die Wei-

dendünen auf Vattaja und Tauvo aus. Der Flugsand, der gewöhnlich in den zentralen Teilen der Weidenpolster zurückbleibt, zwingt die Zweige hier zu stärkerem Wachstum als die in der Peripherie befindlichen, wodurch gerade die Kuppelform ausgeprägt wird. Die eingesandeten Sprosse wachsen hierbei in der Regel ohne Verzweigung aufwärts und verzweigen sich erst an der Oberfläche der Düne (vergl. DARBISHIRE 1924). Nach MASSART (1908, S. 275) erzeugt *Salix repens* bei der Einsandung Etagen, deren er bis zu 7 festgestellt hat.

In den Flugsand zwischen den Dünen senden die Sträucher mehrere Meter lange Wurzeln aus, die bei Sandflug blossgelegt werden können; WORTHAM (1913, S. 298) erwähnt solche von ca. 5 m Länge.

Bei meinem Besuche auf Vattaja, ca. 20. Juli, blühten die Weiden der Dünen reichlich; die kleinen Kätzchen, die auf den niedrigsten Teilen der Zweige sassen, erhoben sich kaum über den Sand.

Weder auf Vattaja noch auf Tauvo bildet *Salix repens* grössere zusammenhängende Polster, wie sie z. B. WARMING (1909, S. 133) schildert; dazu sind die beiden Dünenbestände hier noch zu jung. Einige Dünen aber waren infolge ihres Zuwachses in der Richtung des Windes, wodurch sie eine längliche Form erhalten hatten, anderen Dünen begegnet und hatten sich mit ihnen vereinigt.

Die *Salix repens*-Dünen, die ich auf den Flugsandfeldern in Finnland gesehen habe, waren niedrig, Höhe und Durchmesser betrugen kaum mehr als 1 m bzw. 3 m, also eine geringe Höhe im Vergleich zu den 2—3 m hohen Weidendünen, die POULSEN (1897—98, S. 277), NILSSON (1905, S. 320), HESSELMAN (1909, S. 5—6) und WARMING (1909, S. 136—137) erwähnen.

In den *Salix*-Dünen auf den Flugsandfeldern von Vattaja und Tauvo habe ich *Festuca rubra*, *F. rubra* v. *arenaria*, *Elymus* und *Rumex acetosella*, alle in wenigen Exemplaren, angetroffen. In den Weidendünen auf Yxpila dagegen, denen kaum Flugsand zugeführt wurde, kamen *Deschampsia flexuosa*, *Festuca rubra*, *Achillea millefolium*, *Juncus balticus* und *Rumex acetosella* vor; in einer Düne wuchsen ausserdem noch einige 4-jährige kleine Kiefern. — Betr. Morphologie und Biologie von *Salix repens* siehe z. B. WARMING (1891, S. 192, 1909, S. 69, 89, 133—136), betr. die Anatomie WARMING (1909, S. 283—284).

## 2. *Ledum palustre*.

*Ledum palustre* L., Sumpfporst, hat auf dem Flugsandfeld bei Ojakylä (Hailuoto) eine Düne von ca. 300 m<sup>2</sup> Ausdehnung und 2—2 1/2 m Höhe gebaut; die *Ledum*-Düne befindet sich in unmittelbarer Nähe einer Walddüne. In den Wäldern der Insel ist der Zwergstrauch häufig; wahrscheinlich war die Stelle, welche die *Ledum*-Düne heute einnimmt, früher mit Wald bewachsen,

zu dessen Feldschicht der Strauch gehörte. Auf dem Flugsandfeld standen bei meiner Untersuchung noch einige Gruppen von Wacholdersträuchern und Kiefern; in der *Ledum*-Düne sah man eine vertrocknete strauchförmige Kiefer.

In der Düne wuchs *Ledum* in scharf abgegrenzten Beständen, von denen die grössten einen Durchmesser von ca. 3 m besaßen; wahrscheinlich wurde jeder Bestand von einem einzigen Individuum gebildet, das während der Einsandung in die Höhe gewachsen war und sich verzweigt hatte.

Die Höhe der reichlich blühenden Sträucher über der Sandoberfläche war 20—25 cm. Nur die obersten 6—10 cm langen Spitzen der Zweige trugen Blätter, die klein waren; die Jahrestriebe waren Anfang Juli 3—4 cm lang. Unmittelbar unter der Sandoberfläche hatten die Zweige der Sträucher 4 cm lange Adventivwurzeln gebildet. Übrigens waren die älteren Zweige mit *Parmeliopsis ambigua*, *Cetraria chlorophylla* und *C. juniperina* bewachsen.

In den *Ledum*-Beständen wuchsen lichte *Festuca rubra* und *F. rubra* v. *arenaria*; auf der Luvseite der Düne fand sich ein kleines *Vaccinium uliginosum*-Polster und ein *Empetrum nigrum*-Exemplar, durch dessen Zweigwerk einige *Rumex acetosella*-Exemplare emporschiessen.

### 3. *Empetrum nigrum*.

*Empetrum nigrum* L., Krähenbeere, kommt in ganz Finnland auf verschiedenen Standorten wie Felsen, Mooren, in Wäldern, auf Heiden usw. vor; der Zwergstrauch ist eine typische Lichtpflanze. Er tritt auf manchen unserer Flugsandfelder, an der Küste sowohl des Ladoga-Sees wie des Finnischen und des Bottnischen Meerbusens auf. Am Ladoga-See habe ich die Krähenbeere auf den meisten von mir untersuchten Dünengebieten angetroffen, wo sie den Dünenbogen, der dem See am nächsten lag — bisweilen auf dem nach dem Zerfall des Bogens entstandenen Erosionsrest — überzog oder in der Lakustrine kleine Dünen aufbaute. Auch auf gewissen Flugsandgebieten an der Meeresküste der Karelischen Landenge kann man *Empetrum* finden, hier ist der Zwergstrauch indessen selten. So wächst er in dem Dünengebiet von Kuokkala, wo er teils sekundär in die grauen Dünen eingedrungen war, teils auch auf dem offenen Sande der Walddüne sich verbreitet hatte; ausserdem kam er bei Seivästö im supralitoralischen Flugsand und auf Dünen vor, die von den Kiefern am Waldrand gebaut waren. Auf dem Flugsandfelde von Tulludden fand ich dünenbildendes *Empetrum* und in grossen Polstern erschien es in den offenen Partien der Randdüne. In geringem Grad ist die Krähenbeere auf den Dünengebieten von Vattaja und Kalajoki vertreten, auf dem Flugsandfelde von Marjaniemi kommt ein ziemlich ausgedehntes *Empetretum* mit Hunderten von Dünen vor.

In der Dünenliteratur wird *Empetrum* von Dünengebieten in Schweden (NILSSON 1905, S. 329, WIBECK 1906, S. 149: Flugsandfelder), von den Küsten des Baltikums (KUPFFER, 1925 S. 194: graue Düne), von der deutschen Ostseeküste (PREUSS, 1912 S. 67, 76: graue Düne, Strauchdüne) und von der Nordseeküste (REINKE 1903, S. 55, 66: Dünenkessel, beweglicher Flugsand, WARMING 1909, S. 90, 109, 131: Deflationstäler, graue Düne, beweglicher Flugsand, HAGERUP 1922, S. 254: Dünenheiden usw.) erwähnt.

Die *Empetrum*-Dünen haben anfangs Uhrglasform, und vertreten denselben Typ wie die *Salix repens*-Dünen; wie diese nehmen sie mit der Zeit Kuppelform an, die bei fortgesetzter Sandzufuhr in verschiedener Weise verändert werden kann.

In windgeschützter Lage sind die *Empetrum*-Dünen auf allen Seiten mit Zweigen überzogen. Das Zweigwerk ist jedoch auf der Leeseite viel lichter als auf der Windseite, wo es so dicht sein kann, dass der Dünensand nicht hindurchscheint. In starkem Wind und bei intensiver Sandzufuhr werden die Zweige auf der Leeseite und den nach dieser hin gelegenen Partien des Dünenscheitels ganz eingesandet und im Sand begraben (Abb. 10); die Windseite ist dagegen mit einer dichten *Empetrum*-Matte bedeckt. Die Zweige der Krähenbeere erzeugen im Sande Adventivwurzeln, die von den Blattwinkeln ausgehen.

Auf dem Flugsandfelde von Marjaniemi habe ich *Empetrum*-Dünen von 1 m Höhe und 4—5 m Durchmesser gesehen; die Dünen waren jung und in der Entwicklung begriffen. Auf dem Dünengebiete von Ikolka am Ladoga-See sah ich eine *Empetrum*-Düne von 3 m Höhe, die zum grössten Teil mit Stengeln und Wurzeln des Zwergstrauches durchwoben war. Der Dünengipfel war ziemlich dicht mit Sprossen der Krähenbeere bewachsen und meterlange Zweige derselben wuchsen an den Seiten der Düne herab.

Während ihres Zuwachses können die *Empetrum*-Dünen miteinander vereinigt werden; der Zwergstrauch bildet auf diese Weise grössere oder kleinere zusammenhängende Matten.

Die Krähenbeerdünen haben oft eine Vegetation von Gräsern, Reisern und Kräutern, von denen ich folgende aufgezeichnet habe: *Calamagrostis epigejos*, *Festuca rubra*, *F. rubra* v. *arenaria*, *F. ovina*, *Elymus*, *Arctostaphylus uva ursi*, *Vaccinium uliginosum*, *Thymus serpyllum*, *Hieracium umbellatum* v. *dunense*. *Empetrum*-Dünen im Windschutz waren oft mit *Ceratodon purpureus* und *Rhacomitrium canescens* bewachsen.

#### 4. *Arctostaphylus uva ursi*.

*Arctostaphylus uva ursi* SPR., Bärentraube, ist selten auf unseren Dünen. Das einzige Flugsandfeld, auf dem ich die Bärentraube gesehen habe, liegt



unterhalb der waldbewachsenen supramarinen Düne von Hyypä auf der Insel Hailuoto. Auf offenen Stellen der Walddünen wird der Zwergstrauch in einigen unserer Dünengebiete angetroffen.

Die Bärentraube, die in ganz Finnland vorkommt, gedeiht am besten auf offenen sonnigen Standorten: Heiden, Waldrändern, baumlosen Stellen in trockenen Wäldern, Eisenbahndämmen usw., Standorten also, die denjenigen des Strauches in den Dünengebieten ähneln.

Selten findet sich *Arctostaphylos* auch auf Flugsandfeldern ausserhalb Finnlands. GRAEBNER (1910, S. 254) und PREUSS (1912, S. 67, 72) erwähnen den Strauch von heideartigen grauen Dünen in Deutschland. Auf ähnlichen Standorten kommt er nach WARMING (1909, S. 162) in Dänemark und nach KUPFFER (1925, S. 94) im Baltikum vor. COWLES (1899, S. 188) gibt an, dass die Bärentraube am Michigan-See, wo sie auf Heiden, Schuttterrassen usw. wächst, oft Dünen von ca. 1 m Höhe baut. HARSHBERGER (1911, S. 604) erwähnt *Arctostaphylos uva ursi*-Dünen an der NW-Küste Kaliforniens; MENZ (1909, S. 261), der hervorhebt, dass der Zwergstrauch sich sehr spät in jungen Heiden einfindet, hat ihn nie als Dünenbauer auftreten sehen. — Als Dünenpflanze ist *Arctostaphylos uva ursi* von STARR (1912, S. 272) erwähnt und kurz beschrieben worden.

Das Flugsandfeld bei Hyypä, das eine Ausdehnung von ca. 1 ha hat, ist mit dominierendem *Arctostaphylos* von verschiedenem Alter und einigen *Empetrum*-Exemplaren bewachsen (Abb. 14). Die Bärentraubendünen, deren Anzahl ungef. hundert war, traten in ungleicher Grösse und Form auf. Die *Arctostaphylos*-Dünen, die in exponierter Lage entstanden waren, waren rückenförmig; die Längsachse verlief in der Richtung des Windes. Der Hauptstamm des Strauches befand sich an der Windseite der Düne, wodurch der Strauch, dessen Zweigwerk die Düne durchzog, eine charakteristische einseitige Ausdehnung erhielt. Einseitig waren schon die jungen *Arctostaphylos*-Schösslinge gewachsen. Anfangs schiessen sie gerade aus dem Sande empor, nach und nach aber werden sie über die Sandoberfläche gebogen — sie sind nach MENZ (1909, S. 264—265) transversal geotropisch — nach meinen Erfahrungen von Hyypä in der Richtung des Windes. Zweigbildung tritt ein, und das Ganze erhält das Aussehen eines einseitig entwickelten, handförmigen Polsters. In weniger ausgesetzter Lage breitet sich der Zwergstrauch allseitig aus, und der Hauptstamm befindet sich dann im Zentrum des Polsters; die Düne, die ein solches Polster erzeugt, besitzt anfangs Uhrglas-, später Kuppelform. Auf dem Flugsandfelde von Hyypä waren die Dünen bis zu  $\frac{3}{4}$  m hoch.

In gewissen Bärentraubendünen wuchs *Empetrum*, das sich über die Hauptpflanze ausgebreitet hatte, so dass die Zweige derselben stellenweise vertrocknet waren; in anderen kamen 15—20-jährige Kiefern vor. Schliesslich trat in

den älteren Dünen *Stereocaulon paschale* und hie und da *Cladonia alpestris* auf. In den letztgenannten Dünen waren die im Dünengipfel befindlichen Zweige in der Regel tot und ragten ohne Rinde und Blätter aus dem Sande hervor. Gerade in diesen Partien der Düne, wo das Zweigwerk am lichtesten war und der Dünensand bloss lag, traten die Flechten auf; sie überzogen den Scheitel der Dünen mit einem hellgrauen Mantel und waren auch um die dürren *Arctostaphylus*-Zweige herumgewachsen und schienen an den Böschungen der Dünen sich zu verbreiten.

Während der letzten Jahre hat *Arctostaphylus* auf Hyypä ganz deutlich an Reichlichkeit zugenommen, was durch einen Vergleich zwischen Abb. 14 in dieser Arbeit und Abb. auf S. 3 bei PAULAHARJU (1914), der dasselbe Gebiet erwähnt, hervorgeht.

Bisweilen, wie auf der mit Kiefern bewachsenen Högsand-Düne, tritt *Arctostaphylus* an ausgehauenen Stellen im Wald auf. Neben dem Steilhang des niedrigen Abschnittes der Düne wuchsen die Zwergstrauchmatten über die Böschung hinab und hingen stellenweise wie ein Vorhang gegen das Litoral hinunter; hie und da hatte der Zwergstrauch Flugsand auf dem Abhang eingefangen und auf diesem eigentümliche wellenförmige Dünen von ca.  $\frac{1}{2}$  m Höhe gebaut.

Die höchsten *Arctostaphylus*-Dünen fand ich auf der supramarinen Kieferndüne bei Syndalen, wo sie sekundär auf der Windböschung entstanden waren. Die Dünen, die eine Höhe von 1 m erreichten und im Schutz von Bäumen aufgebaut zu sein schienen, waren später durch Hiebe mehr oder minder freigelegt und der Erosion durch den Wind ausgesetzt worden, so dass ihre Windseite aufgerissen war. Die hierdurch entblösten Zweige des Zwergstrauches waren alle vertrocknet; sie waren entrindet und ragten skelettartig aus dem Sande hervor; die Zweige der Leeseite waren dagegen lebendig.

### 5. *Juniperus communis*.

*Juniperus communis* L., Wacholder, ist in ganz Finnland in trockenen Wäldern, auf Anhöhen usw. häufig. Auch in Dünengebieten wird der Strauch angetroffen. In offenen Dünenwäldern kann man oft Wacholder finden, auf grauen Dünen ist er jedoch in Finnland selten.

Die Küsten der Karelischen Landenge sind ungewöhnlich reich an *Juniperus*-Dünen, vor allem die Meeresküste, wo dünenbauender Wacholder in beweglichem Flugsand angetroffen wird. In den übrigen Dünengebieten des Finnischen Meerbusens wie auch auf den Küstendünen des Bottnischen Meerbusens ist der Wacholder in beweglichem Flugsand selten; auf den Flugsandfeldern von Ytterö und Röytänhiekkä kommen einige Wacholderdünen vor.

Die *Juniperus*-Dünen sind auf der Karelischen Landenge zahlreich, besonders auf den schmalen Flugsandufeln westlich der Mündung des Flusses Wammeljoki. Schon in der Nähe der Mündung des Flusses treten kleinere Wacholderdünen auf, beim Fischerdorf Ino kommen in der Suprasaline Gruppen von solchen vor, die in einem Abstand von einigen Metern voneinander eine schmale und ca. 200 m lange, mit dem Wassersaume parallele Zone bilden. Die Dünen erreichen hier eine Höhe von 1 m. Auch bei Seivästö treten *Juniperus*-Dünen in Menge auf; ihre Höhe war hier 3 m (Abb. 15). Näher bei der Landspitze von Tammikko wird die Küste von einem 400 m langen, schmalen Gürtel niedriger Wacholderdünen begleitet.

Wahrscheinlich haben diese dünenbauenden *Juniperus*-Bestände zur Vegetation eines Waldes gehört, dessen Bäume zum grossen Teil gehauen sind; hie und da schliesst sich wie bei Seivästö und Tammikko lichter Kiefernwald an die Wacholderreihen an. Eine ähnliche Erklärung für das Auftreten von Wacholder vor einem Wald gibt PETERSEN (1908, S. 268).

An verschiedenen Stellen, z. B. bei Tammikko, waren die 2—3 m hohen Wacholderbüsche breit und hoch und besaßen so gute Voraussetzungen den Flugsand zu akkumulieren.

Wacholderbüsche von diesem Typ können hohe Dünen bauen; der Flugsand bleibt teilweise innerhalb des Strauches, teilweise auf der Leeseite desselben liegen. Der steigende Sand begräbt allmählich die unteren Teile der Zweige, deren Enden vertikal aus dem Sande wachsen und mit der Zeit ein dichtes Gestrüpp auf den Dünen bilden. In einigen Fällen, z. B. auf Röytänhiekkä, habe ich *Juniperus*-Dünen von dem Typ, wie ihn WIBECK (1906, S. 150) beschreibt, gesehen: der Strauch war konzentrisch gewachsen und seine Zweige umgaben kranzartig einen Sandhügel in der Mitte des Strauches. Solche Dünen können, wie auch WIBECK hervorhebt, nur im Windschutz entstehen. SOKOLOFF (1894, S. 65—66) berichtet von Wacholderdünen, die dadurch entstanden sind, dass der Sand vor den dichten Sträuchern liegen geblieben ist; solche Dünen habe ich nicht feststellen können. WALTHER (1927, S. 345) erwähnt, dass *Juniperus communis* in Deutschland nur auf unbeweglichem Sand angetroffen wird. COWLES (1899, S. 188) berichtet von *Juniperus communis*-Dünen am Michigan-See.

Die eingesandeten Hauptstämme und ihre Zweige erzeugen Adventivwurzeln, die regellos angeordnet sind. Auf dem Flugsandfeld von Ytterö kamen einige 2 m hohe *Juniperus*-Dünen vor, die ruinenartig zerfallen waren; man konnte gut verfolgen, wie sich die Sträucher von dem ebenen Sandboden ausgehend durch die Dünen verzweigten.

Die Wurzeln der im Flugsand wachsenden Wacholderbüsche besitzen sicher eine beträchtliche Länge. Die Sträucher auf Röytänhiekkä wiesen in vielen

Fällen blossgelegte Wurzelsysteme, die 9—10 m über den Sand zogen um schliesslich in diesen niedergebogen zu werden.

Oft fliessen mehrere *Juniperus*-Dünen in unregelmässige Dünen zusammen; in der Nähe von Seivästö kam eine solche von 3 m Höhe und 20 m Länge vor.

Die Wacholderdünen sind gewöhnlich mit verschiedenen Pflanzen bewachsen, in jüngeren Dünen kommen vor: *Calamagrostis epigejos*, *Festuca rubra* v. *arenaria*, *F. ovina*, *F. polesica* und *Hieracium umbellatum* v. *dunense*, in stabilen Dünen auch *Polytrichum juniperinum*, *P. piliferum* und *Ceratodon purpureus*.

## 6. *Salix acutifolia*.

*Salix acutifolia* WILLD., Kaspische Weide, Schwarzweide, kommt in Finnland auf den Küsten der Karelischen Landenge sowohl am Finnischen Meerbusen wie am Ladoga-See und hie und da am W- und E-Ufer dieses Sees vor. Ich fand den Strauch auf den von mir untersuchten grösseren Dünengebieten am Ladoga-See, aber am Finnischen Meerbusen kommt die Schwarzweide nur im Dünengebiet von Kuokkala vor; angepflanzt kommt sie auch westlicher in einigen Villensiedlungen an der Meeresküste der Landenge vor, wo sie zur Bindung des Sandes verwendet worden ist. — Im Flugsand können die Wurzeln der Kaspischen Weide nach CAJANDER (1917, S. 496) eine Länge von über 20 m erreichen.

Kennzeichnend für *Salix acutifolia* ist u. a. gerade ihr schnelles Wachstum, das z. B. THESLEFF (1895, S. 62) erwähnt. Eingesandet wirft die Weide zahlreiche Ruten, die schnell durch den Sand hervorschiessen und zahlreiche Adventivwurzeln bilden. Hierdurch wird die Schwarzweide ausgezeichnet befähigt Dünen zu bauen. In Finnland tritt *Salix acutifolia* als Hochstrauch oder niedriger Baum mit buschiger Krone auf.

Die Kaspische Weide ist kein Psammophyt. Auf dem Flugsandfelde von Kuokkala wächst sie in einer langen, nur hie und da unterbrochenen Reihe, die an der Mündung des Flusses Rajajoki (Systerbäck) beginnt und augenscheinlich dem Ufer eines jetzt eingesandeten Flussarmes folgt. Auch auf Haminanhiekka am Ladoga-See tritt die Weide ähnlich auf (Abb. 5) und zwar an einem durch das Dünengebiet fliessenden Bach; in dem Dünengebiet von Riiska wächst sie an der Mündung des Flüsschens Riiskanjoki. An der Bucht Ikolkanlahti wird die Weide auf Dünen, die keine Verbindung mit Bächen oder Lagunen besitzen, angetroffen. Es ist jedoch sehr wahrscheinlich, dass sie hier reliktiert vorkommt. In trockenem Flugsande hat die Weide sehr geringe Voraussetzungen zu keimen; in den Dünengebieten habe ich niemals Samenpflanzen oder ganz junge *Salix acutifolia*-Individuen in trockenem Flugsand angetroffen, wohl aber in feuchten Sandflächen, wo ihre be-



haarten Samen leicht kleben bleiben. Dieselben Erfahrungen hat auch KOTILAINEN (1924, S. 111) gemacht.

In dem hier in Frage stehenden Dünengebiet kommt die Kaspische Weide gewöhnlich in recht hohen Dünen, die sie selbst erzeugt hat, vor. Auf Haminanhiekkä waren die Weidendünen 2—3 m hoch; sie hatten Rückenform. Die Höhe der Sträucher über der Dünenoberfläche betrug 2—5 m. Auf dem Flugsandfeld von Kuokkala hat *Salix acutifolia* eine relativ grosse Düne gebaut, in der sie in dichten Beständen auftritt. Auf den Dünen am Ladoga-See sind die *Salix acutifolia*-Bestände dagegen ungewöhnlich licht, weil die langen biegsamen Ruten oft von der Fischerbevölkerung geschnitten wurden. Die Weiden der Ladogadünen haben Baumform; die bei Ikolkanlahti wachsenden Exemplare waren 5 m hoch, den Teil nicht mitgerechnet, der in der 2—3 m hohen Düne steckte. Selten waren die Weiden in den Dünengebieten am Ladoga von Ruten umgeben, die aus dem Sande hervorschossen; diese waren der Beweidung zum Opfer gefallen oder von der Bevölkerung geschnitten worden.

Anfang der 90-er Jahre erwähnt THESLEFF (l. c. S. 61), dass *Salix acutifolia* auf der Strecke Rajajoki-Mündung—Kuokkala in »kolossalen Massen, die ganze übrige Vegetation dominierend« auftrete. Heutzutage hat die Schwarzweide auf dieser Küstenstrecke eine sehr begrenzte Verbreitung. Hierzu hat ausser Beschädigungen auch der Orkan des Herbstes 1924 beigetragen, der einen grossen Teil der obenerwähnten *Salix acutifolia*-Düne bis zu der ebenen Oberfläche des Flugsandfeldes, auf dem die Düne stand, zerstörte. Aus der Partie der Oberfläche, die durch die Hochflut und den Orkan entblösst war, ragten abgebrochene armdicke Stämme, dünnere Zweige und Wurzeln der Weide hervor (Abb. 6). Doch kommen in dem Dünengebiet von Kuokkala wie auch auf den Dünenufern am Ladoga-See Partien vor, Deflationsmulden u. a. feuchte Flächen, wo *Salix acutifolia* regeneriert. In solchen traf ich im Mai 1928 Jungpflanzen der Kaspischen Weide in recht grosser Menge — vor allem auf der feuchten, einige Jahre früher gebildeten horizontalen Sandfläche, die sich auf der Meeresseite der innerhalb des Flugsandfeldes liegenden Lagune ausbreitete. Die unverzweigten Pflanzen, deren Dichtigkeit 6 war, hatten eine Höhe von 10—15 cm und besaßen ein umfangreiches Wurzelsystem. Die Rinde hatte dieselbe grau-blaue Farbe, die für die älteren Sträucher charakteristisch ist.

### 7. *Alnus glutinosa* und *Alnus incana*.

*Alnus glutinosa* GAERTN., Schwarzerle, und *Alnus incana* MOENCH, Grauerle, findet man in Finnland auf Flugsandfeldern, die Depressionen haben bzw. gehabt haben; auch auf ehemaligen Marschen, die in Flugsandfelder übergegangen sind, wachsen Erlen.

In Depressionsmulden mit feuchtem Boden kann man Erlenschösslinge und junge Sträucher, ältere Erlen in Strauch- und Baumform in mit Sand gefüllten Mulden usw., sowie in Dünen, die auf feuchtem Boden entstanden sind, antreffen.

Dünenbauende Grauerle findet man auf Vattaja, wo ein eingesandetes Erlenwäldchen vorkommt, Schwarzerlendünen bei Kellomäki, auf der Küstenstrecke Kellomäki—Terijoki, in der Nähe von Seivästö usw.

Typisch für eingesandete Erlen ist die Strauchform: die eingesandeten Äste werden verlängert und biegen sich aufwärts, so dass wenigstens die Zweigspitzen der Übersandung entgehen. Hierzu kommt die Fähigkeit der Erle Adventivsprosse, die bei der Grauerle auch von den Wurzeln ausgehen, zu erzeugen. Dieser Umstand führt die Vergrößerung der Erlensträucher herbei; benachbarte Erlen können sich somit zu grossen Beständen zusammenschliessen.

Ältere Erlen mit ausgeprägter Baumform scheinen in höheren Dünen diese ganz zu verlieren, indem der obere Teil des Stammes abstirbt. Auf der Küstenstrecke Kellomäki—Terijoki fand ich 8—10 m vom Wassersaum einen aus Schwarzerlen gebauten Dünenrücken, der ca. 2 m hoch und 75 m lang war (Abb. 12). Die strauchartigen Erlen der Düne, deren Höhe vom Dünenkamm aus gerechnet 3—4 m war, bildeten ein dichtes Gebüsch. 1924 wurde diese Erlenbüsche von dem oben erwähnten Orkan zerstört und der Dünen sand von den Wellen vollständig weggespült. Ein Teil der Erlen wurde von dem zurückflutenden Wasser auf die Saline geführt, der grösste Teil derselben blieb jedoch von dem Wurzelsystem verankert an der Stelle, wo die Düne früher gestanden hatte, stehen (Abb. 17). Man konnte jetzt gut sehen, wie die Strauchform der Erlen dadurch bedingt war, dass der obere Teil des Stammes seit langem abgestorben und verschwunden war; in den Erlenstümpfen, die eine Höhe von 1—1½ m und einen Durchmesser von 20—30 cm erreichten, war die vermorschte Holzmasse mit Sand vermischt und von zahlreichen Adventivwurzeln, die teils von der obersten Partie des Stumpfes, teils von den unteren Teilen der Äste ausgingen, durchzogen. Von den Ästen hingen jedoch Mengen von Wurzeln herab. Die Erlen waren bis zu 6 m hoch.

Die sekundäre Vegetation der *Alnus*-Dünen ist reich und mannigfaltig. So wuchs in der obengenannten, 1924 zerstörten Schwarzerlendüne *Calamagrostis epigejos* (6—7), *Festuca rubra* v. *arenaria* (6), *Agropyron repens* v. *litorale* (II, 6), *Elymus* (I), *Zerna inermis* (1). Die Weisserlendüne auf Vattaja war mit *Agrostis stolonifera* (6), *Calamagrostis neglecta* (6), *Festuca rubra* (6—7), *Festuca rubra* v. *arenaria* (6), *Elymus* (II) und *Rumex acetosella* (5—6) bewachsen. Auf dem Flugsandfelde von Kellomäki waren die 1½ m hohen, isolierten *Alnus glutinosa*-Dünen mit Sandkuchen, *Ceratodon purpureus* und *Rhacomitrium canescens* überzogen; in dem Moosteppich wuchs kümmernde *Festuca rubra* v. *arenaria*.



	Karelische Landenge		Seiskari	Lavansaari	Hangö-udd	Yttero	Vattaja	Kalajoki	Taivo	Simo	Riihuoto
	Ladoga	Finn. Meer-bugen.									
<i>Chamaenerium angustifolium</i> H	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Achillea millefolium</i> H	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Senecio viscosus</i> Th	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Leontodon autumnalis</i> H	—	—	—	+	—	+	—	—	—	—	—
<i>Hieracium umb. v. dunense</i> H	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Pinus silvestris</i> M	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Picea abies</i> M	—	+	—	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Juniperus communis</i> N	+	+	+	—	—	+	—	—	—	+	—
<i>Salix repens</i> Ch	—	—	—	—	—	—	+	—	+	—	—
<i>S. acutifolia</i> M	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Betula verrucosa</i> M	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>B. pubescens</i> M	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Alnus glutinosa</i> M	+	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>A. incana</i> M	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Sorbus aucuparia</i> N	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Empetrum nigrum</i> Ch	+	—	—	—	+	—	+	+	—	—	+
<i>Calluna vulgaris</i> Ch	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Arctostaphylus uva ursi</i> Ch	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Vaccinium uliginosum</i> Ch	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	+
<i>Ledum palustre</i> N	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+

Das biologische Spektrum der Strauchdünen-Vegetation geht aus der folgenden Tabelle hervor:

	M	N	Ch	H	G	Th
Anzahl der Arten	7	3	5	16	5	1
Prozentuale Verteilung	18.9	8.1	13.5	43.3	13.5	2.7

Wenn wir die primären Arten, d. h. die Holzpflanzen der Strauchdünen unberücksichtigt lassen, so ähnelt das Spektrum der Strauchdünen dem der jungen weissen Dünen, was ja verständlich ist, da der Boden unserer Strauchdünen im allgemeinen locker und beweglich ist.

	H	G	Th
Anzahl der Arten	16	5	1
Prozentuale Verteilung	72.7	22.7	4.6



## Kap. VI. Die Depressionen innerhalb der Flugsandfelder.

Die geschlossene Pflanzendecke der Dünen bietet keine Sicherheit dafür, dass der Flugsand unter ihr für immer gebunden ist. Unter gewissen Voraussetzungen kann nämlich der Sand der fixierten Dünen frei werden und in Bewegung geraten. Wo die Pflanzendecke örtlich zerstört und der Sand entblösst wird, greift der Wind erodierend ein und ruft Windgräben oder Windmollen von Kessel-, Mulden- oder anderer Form hervor. Mit der Zeit werden diese vertieft und brechen schliesslich die Dünen bis fast zum Niveau des Grundwassers durch. Hiermit endet aber die Tiefenerosion, da die Feuchtigkeit des Sandes ihr Fortschreiten unmöglich macht; der Boden der Erosionsmulden ist in diesem Stadium also feucht und seine Farbe dunkel (Abb. 24).

In gewöhnlichen Fällen sind die Ursachen der lokalen Zerstörung der Dünenvegetation biotischer Art, wie Wege über den Dünen, Beweidung usw.

Der Kamm der Düne ist infolge seines lockeren Sandes dem Angriff des Windes viel stärker ausgesetzt als die Windseite, deren Sand durch den Wind in höherem Grade zusammengepresst ist. Nach meinen Erfahrungen sind die jungen Windmulden, die rechtwinklig die Dünen durchschneiden, nicht horizontal, sondern ihr Boden zeigt eine relativ starke Neigung nach der Leeseite hin, deren Sand infolge seiner Lockerheit leicht von dem durch die Erosionskerbe wehenden Wind weggefedt wird. Hiermit hängt auch zusammen, dass das »Erosionstor« der Leeseite viel weiter ist als das der Windseite und dass der Boden in dem nach der Leeseite zu gelegenen Abschnitt schon feucht und mit Vegetation bewachsen sein kann, während der näher am Erosionstor der Windseite liegende Abschnitt noch trocken und unbewachsen ist.

Solche in der Querrichtung der Düne verlaufende Deflationsmulden sind auf dem Flugsandfeld von Kuokkala gut ausgeprägt. In der Dünenliteratur werden solche muldenförmigen Windgräben von SOLGER (1910, S. 49, 102), WARMING (1909, S. 70, 304), WARMING-GRAEBNER (1918, S. 764) u. a. erwähnt.

Gleichartig in bezug auf Morphologie und Vegetation sind die oft umfangreichen Depressionen innerhalb der Flugsandfelder, die durch die Abraision der Meereswellen bei Überschwemmungen infolge starker Stürme entstanden sind. Typische Depressionen dieser Art kommen auf dem Flugsandfelde von Ytterö vor. Im Jahre 1873 raste in der Gegend von Ytterö ein Orkan, der 12 Stunden dauerte, wobei das Wasser 2 m über dem normalen stand (WAHLROOS 1896, S. 19). Dabei war das Flugsandfeld ganz überschwemmt und dem Wellenschlag ausgesetzt, und wahrscheinlich sind die oben erwähnten Depressionen bei dieser Gelegenheit entstanden. Sie sind

100—150 m lang und ca. 2 m tief; gegen ihren horizontalen Boden fallen die Wände steil ab.

Viel seichter sind die Senken, die durch Dünenwanderung entstanden sind, wobei Material auch von der Unterlage der Düne mitgeführt wurde (vergl. STEENSTRUP 1894, S. 12, WARMING 1909, S. 205). Auf diese Weise sind die weiten feuchten Vertiefungen, die auf den Flugsandfeldern von Hiekkakukkula und Yxpila an der Meeresseite der Randdüne gelegen sind, entstanden.

Einen besonderen Typ bilden in unseren Dünengebieten die abgeschnürten Flussarme. Einige von ihnen waren zur Zeit meiner Untersuchungen mit Flugsand gefüllt, andere wiesen während des Sommers feuchten Boden auf, führten aber während der Regenperiode im Herbst und zur Zeit der Schneeschmelze im Frühling, einige sogar das ganze Jahr hindurch Wasser. Solche Depressionen fand ich in den Flugsandfeldern von Kuokkala, Kellomäki, Muurila und Ino.

Schliesslich ist noch der Typ der Depressionen zu nennen, die durch das Grundwasser nicht beeinflusst werden und deshalb trocken sind. Sie bestehen aus kleineren oder grösseren Deflationsflächen, die in der Regel auf Flugsandfeldern auftreten, die auf Moräne entstanden sind. Sie hegen gewöhnlich keine höheren Pflanzen, sind aber mit Moosen, die oft grosse Bestände bilden, bewachsen. Solche Deflationsflächen kommen auf mehreren Flugsandfeldern, wie auf denen von Muurila, Kuolemajärvi, Seiskari und Tulludden vor. »Ausgeblasene Dünen« sind von WARMING (1909, S. 88—90) erwähnt worden.

In der Dünenliteratur werden auch Dünentäler oder Dellen zwischen hohen Dünen, Lagunen, Dünenseen u. a. grosse Depressionen mit einer oft reichen Vegetation erwähnt. Siehe z. B. WARMING 1909, Kap. 20, REINKE 1909, S. 11, GRAEBNER 1910, S. 242—243, BRAUN 1911, S. 547, KEILHACK 1922, S. 89—90, DARBISHIRE 1924. Im Vergleich zu den obenerwähnten sind die Depressionen in den Flugsandfeldern in Finnland unbedeutend und ihre Vegetation einförmig.

Es ist erstaunlich, mit welcher Langsamkeit die Depressionen auf unseren Flugsandfeldern unter normalen Verhältnissen eingesandet werden. Jahrelang behält der Grund seine Feuchtigkeit und seine charakteristische Pflanzendecke. Die Ursache liegt vor allem darin, dass die oft dichte Vegetation auf den umgebenden Partien des Flugsandfeldes den grössten Teil des beweglichen Sandes einfängt. Wird indessen diese Vegetation zerstört, so gibt es kein bedeutendes Hindernis für den Sandtrieb in den Mulden mehr. Dies trat besonders deutlich auf dem Flugsandfelde von Kuokkala in Erscheinung. Seit dem Orkan im Herbst 1924, wo die Vegetation des Feldes teilweise zerstört wurde, geht, wie ich bei wiederholten Besuchen feststellen konnte, die Einsandung der Depressionen mit auffallender Schnelligkeit vor sich.

Im folgenden werden die Niederungen mit feuchtem Boden, unabhängig von ihrer Entstehungsweise, zusammengefasst, während die wasserführenden, lagunartigen Depressionen für sich behandelt werden; eine dritte Gruppe bilden die seichten Deflationsflächen mit ihrem trockenen Boden.

Die Artenlisten enthalten die Pflanzen der Erosionsmulden und der abgeschnürten Flussarme (= Lagunen). Augenfällig ist die grosse Anzahl der Arten; anfänglich unterscheidet sich die Vegetation kaum von der anderer kleiner Vertiefungen mit feuchtem Boden und Wasseransammlungen.

#### A. Die Erosionsmulden.

Die Feuchtigkeit der Erosionsmulden ist hauptsächlich durch das Grundwasser, das kapillar an die Oberfläche steigt, bedingt. Hierbei kann in gewissen Mulden eine Salzkonzentration entstehen, die auch durch zeitweise eintreffende Überschwemmungen von Meerwasser hervorgerufen sein kann (siehe näher KROGERUS 1932, S. 166—169). Wie WARMING (1909, S. 334—335) gezeigt hat, ist der feuchte Sand der Mulden recht nährstoffreich; die fast immer vorhandenen Sandalgen und die *Bryum*-Polster, die man oft in denselben trifft, liefern bei ihrer Vermoderung Zerfallprodukte, die mit dem Sand vermischt werden. In den Vertiefungen lebende Insekten können auch dazu beitragen, den Sand nährstoffreicher zu machen. Mit eingetriebenem Flugsand werden die Verhältnisse der Mulden radikal verändert: der Boden steigt und wird trockener, die Sandalgen und die *Bryum*-Polster werden mit Sand bedeckt und eine einförmige Dünenvegetation tritt nach und nach an die Stelle der früheren oft reichen Pflanzendecke.

In einigen der grossen Erosionsmulden auf Ytterö waren die peripherischen Teile, deren Sand feucht war, mit Sandalgen, *Equisetum arvense*, einer Anzahl *Juncus*- und *Carex*-Arten usw. bewachsen. Die Vegetation war licht und die Pflanzen waren sehr niedrig. Gegen die zentralen Teile der Depressionen hin folgte eine höhere Partie, deren Sand jedoch feucht war. Hier wuchsen neben den obengenannten Pflanzen *Bryum*, *Festuca rubra*, *Juncus balticus*, *Salix phylicifolia* u. a. Die Vegetation war offen, aber relativ reich an Arten und Individuen. Der Pflanzengürtel erhielt sein Gepräge durch *Festuca rubra* (6—7), die in 45 cm hohen, üppigen Exemplaren auftrat. Der zentrale Teil der Depression endlich bildete einen trockenen Flugsandschild. Die Sandalgen, *Bryum*, einige *Juncus*-Arten u. a. fehlten hier. Die offene Vegetation wurde von *Festuca rubra* (7) beherrscht, die eigentlichen Dünenpflanzen spielten eine untergeordnete Rolle.

Einen abweichenden Verlauf zeigte die Sukzession in der grossen Deflationsmulde bei Yxpila. Hier hatte die Sandzufuhr, nachdem einige Partien der Vertiefung durch Einsandung trocken geworden waren, praktisch ge-

nommen aufgehört. An Stellen der Mulde, die ständig feucht waren, sah man *Carex Goodenowii*, *Juncus balticus*, *Salix repens*, Jungpflanzen von *Alnus glutinosa* usw. In der Depression kamen stellenweise niedrige schildförmige, von *Juncus balticus* und *Salix repens* gebaute Dünen vor. In einer der *Juncus*-Dünen wuchsen *Deschampsia flexuosa*, *Achillea millefolium*, *Ceratodon purpureus* u. a. Pflanzen der grauen Düne, in einer anderen Moose und Flechten, wie *Rhacomitrium canescens* und *Stereocaulon paschale*. Auch die *Salix*-Dünen waren mit einer ähnlichen sekundären Vegetation bewachsen.

Die bis fast zum Grundwasserspiegel erodierten Mulden sind anfangs unbewachsen. Allmählich treten dann verschiedene Pflanzen auf. Über das Flugsandfeld treibende Samen, bzw. Früchte, Sporen u. a. Verbreitungsorgane geraten leicht in die mehr oder weniger windgeschützten Vertiefungen und werden hier von dem feuchten Sande zurückgehalten. Früh erscheinen Sandalgen, daneben oft auch *Bryum*; gleichzeitig oder ein wenig später finden sich *Equisetum arvense*, *Juncus*- und *Carex*-Arten ein, bald darauf auch *Agrostis stolonifera* und gewisse Kraut- und Holzpflanzen, während *Festuca rubra* und Dünengräser erst in stärker eingesandeten Mulden wachsen. Mit der Zeit verschwindet die Vertiefung als solche, aber noch lange bleiben einige Relikte ihrer Vegetation zurück — *Equisetum arvense*, *Juncus balticus*, *Honckenya peploides*, Holzpflanzen verschiedener Art — die, von Dünenpflanzen umgeben, das vorhandensein früherer Depressionen innerhalb der Flugsandfelder bezeugen.

Auf dem Flugsandfeld von Ytterö kam in einer der grossen Abrasionsmulden eine von *Equisetum arvense* aufgebaute schildförmige Düne vor, deren Höhe über dem Boden der Depression  $1\frac{1}{2}$ —2 m war. Die Düne war von den Rhizomen des Schachtelhalmes durchzogen. Die Rhizome wuchsen schräg aufwärts und sandten durch den Sand eine Menge von Sprossen, deren im Sande befindliche Teile die bedeutende Höhe von 30—40 cm erreichen konnten. Die über die Sandoberfläche gehobenen Teile waren stark verzweigt und hatten dadurch, dass die Zweige bogenförmig gewachsen waren, die Form einer flachen Schale angenommen. Die Sprosse, deren Zweige unmittelbar an und unter der Sandoberfläche hellrot waren, besaßen die Dichtigkeit 8.

In der *Equisetum*-Düne wuchs ein einziges Exemplar von *Juncus balticus*. Das Rhizom sass in einer Tiefe von 12 cm und wuchs schräg aufwärts durch den Sand; von dem Rhizom gingen in einem Abstand von etwa 1 cm Stengel aus, die eine Höhe von 50 cm erreichten. Die Pflanze hatte Blüten gebildet.

In Dünen, die in den Depressionen auf dem Flugsandfelde von Ytterö entstanden waren, kam auch *Honckenya peploides* vor. Die schräg aufwärts wachsenden Rhizome gingen von recht grosser Tiefe, mindesten 40—50 cm, aus.



Zwischen unseren Depressionen mit feuchtem Boden und entsprechenden Bildungen z. B. in Dänemark (WARMING 1909, Kap. 5, S. 146—150, Kap. 21) und Deutschland (PREUSS 1912, S. 91—94, WANGERIN 1921, I, II, u. a.) können Ähnlichkeiten in den Vegetationsverhältnissen nachgewiesen werden. Doch ist die Pflanzendecke in unseren Erosionsmulden viel ärmer an Arten. — In diesem Zusammenhang sei auch auf die Untersuchungen hingewiesen, die von POOL (1914) auf den Dünen in Nebraska ausgeführt worden sind und die die Sukzession von den pflanzenlosen Windgräben zur geschlossenen Grasvegetation behandeln.

### B. Die abgeschnürten Partien von Flüssen (Lagunen).

Innerhalb der Flugsandfelder von Kuokkala, Kellomäki, Ino und Muurila findet man kleine Lagunen, durch Sandtreiben abgeschnürte Partien von Flüssen. Das Flugsandfeld von Kuokkala umschloss im Jahre 1925 zwei das ganze Jahr Wasser führende Lagunen, das von Ino ebenfalls zwei; in den beiden übrigen Dünengebieten dagegen kommen nur eingesandete abgeschnürte Flussarme vor, wie sie sich auch auf Kuokkala finden. Die Pflanzen dieser Vertiefungen gehen aus der Artenliste hervor.

In den das ganze Jahr hindurch Wasser führenden Lagunen kamen in grösserer Tiefe typische Wasserpflanzen wie *Alisma plantago-aquatica*, *Hippuris vulgaris*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Menyanthes trifoliata* vor, während die Ufer mit *Agrostis stolonifera*, *Comarum palustre*, *Scutellaria galericulata* u. a. bewachsen waren. — Kleine seichte Seen im Dünengelände werden von WARMING (1903, S. 59) erwähnt; die Vegetation in dem See Prästesö in Dänemark z. B. besitzt augenfällige Ähnlichkeiten mit der Ino-Lagune in Finnland.

Im Jahre 1925 wuchsen in der einen Wasser führenden Lagune von Kuokkala einige *Phragmites communis*-, *Scirpus Tabernaemontani*-Exemplare und ein junges *Iris pseudocorus*-Exemplar, die im Sommer vorher noch nicht wahrzunehmen waren. Bei meiner ersten Untersuchung des Flugsandfeldes im Jahre 1924 fand ich in der Saline Massen trockenen Schilfs und Binsen; es kamen hier jedoch lebende Rhizome mit frischen Sprossen vor. Bei dem Orkan im September 1924 fluteten die Meereswellen über das ganze Flugsandfeld und führten Schilf-, Binsen- und vielleicht auch *Iris*-Rhizome bis zu der abschliessenden Walddüne mit. Auch in der obenerwähnten Mulde und an seinem landeinwärts gelegenen Ufer wurden erhebliche Mengen angespült und einige *Phragmites*-, *Scirpus*- und *Iris*-Exemplare schlugen Wurzeln. Später erfolgte eine intensive Einsandung des Bodens der Lagune, und im Jahre 1928 waren die beiden erstgenannten Pflanzenarten erstickt, während *Iris* noch lebenskräftig war.

Solche von Flugsandfeldern umgebene Lagunen erreichen selten ein höheres Alter. Wie die Erosionsmulden werden auch sie schnell eingesandet. Als Relikte bleiben *Naumburgia*, *Comarum*, *Scutellaria* und die Holzpflanzen übrig. Die letztgenannten Arten wachsen noch lange, nachdem alle sonstigen Spuren der Lagune verschwunden sind.

### C. Die Deflationsflächen.

Die Deflationsflächen stellen untiefe Senken in der Oberfläche der Flugsandfelder dar; ihr Boden ist immer trocken. Auf den Deflationsflächen wird oft die darunterliegende Moräne sichtbar; gewöhnlich ist diese jedoch mit dünnen Flugsandschichten bedeckt. Die Vegetation besteht aus Moosen, die sich in dem feinen Sande zwischen den Kieskörnern und kleinen Steinen der Moräne befestigt und dazu beigetragen haben, dass die Moräne mit Flugsand überzogen wurde.

Die Deflationsflächen liegen in der Regel direkt dem Winde ausgesetzt, und zwar teils in der Suprasaline, teils im Supralitoral, oft in Dünenabhängen, die keinen Schutz bieten u. a. Stellen. Indessen ist dort offenbar der geringe Windschatten, den die Kieskörner und kleinen Steine geben, gross genug um minimale Flugsandhaufen auf ihrer Leeseite entstehen zu lassen und angefliegenen Moossporen geeignete Keimplätze zu bieten.

Auf den von mir untersuchten Flugsandfeldern waren die Deflationsflächen mit *Polytrichum piliferum*, *P. juniperinum* und *Racomitrium canescens* bewachsen. Auf abgeblasenen Dünen kommen diese Moose nach WARMING (1909, S. 96—97) in Dänemark vor, auf ähnlichen Standorten in Binnendünengebieten Schleswig-Holsteins wird *Polytrichum piliferum* von KOLUMBE (1925, S. 282) erwähnt.

Auffallend gross sind die Moosbestände der Deflationsflächen auf den Flugsandfeldern von Muurila und Kuolemajärvi. Auf dem erstgenannten kam in einer flachen Deflationsmulde von ca. 200 m Länge eine Anzahl Moosbestände vor, die in einem Abstand von 5—20 m voneinander lagen. Die gewöhnliche Länge derselben war 10—15 m, die Breite 2—5 m; die Längsachse war rechtwinklig gegen den Wind ausgezogen. Die Moosgesellschaften von Kuolemajärvi bedeckten ein Areal von 10—40 qm.

Die Moosbestände waren so widerstandsfähig, dass der Fuss beim Betreten derselben kaum einsank. Ihre Oberfläche lag 8—10 cm über dem Sand und erhielt durch *Racomitrium canescens*, das in ihnen vollständig dominierte, eine graugrüne, silbrigschimmernde Farbe. Hie und da fanden sich in dem hellen Moosteppich kleine dunkle Flecke von der Grösse einiger Quadratdezimeter, die von *Polytrichum piliferum* und, seltener, von *P. juniperinum* gebildet waren. Diese Flecke waren indessen von *Racomitrium* durchwachsen; auch

traten einzelne rundliche *Polytrichum*-Spitzen zwischen den Zweigen des Hauptmooses hervor.

Zwischen den *Racomitrium*-Gesellschaften kamen auch Matten von *Polytrichum piliferum* und in geringerem Grad von *P. juniperinum* vor; sie waren im Vergleich zu den obenerwähnten klein, ihr Durchmesser betrug  $\frac{1}{2}$ —1 m.

Die beiden letztgenannten Moose scheinen die Hauptrolle bei der Entstehung der »Moosdielen«, wie man die harten Moosmatten nennen könnte, zu spielen; in dem Flugsand, der sich allmählich zwischen den Stämmen der Moose sammelt, wächst *Racomitrium* auf, unterdrückt allmählich die übrigen Moose und wird dominierend — derselbe Vorgang also, den man auf den grauen Dünen wahrnehmen kann.

Die »Moosdielen« binden Sand und ihre Oberfläche steigt mit demselben. In den Moosbeständen auf den Flugsandfeldern von Muurila und Kuolemajärvi, die relativ wenig eingesandet waren, kam fleckenweise *Stereocaulon paschale* vor. Auf den *Racomitrium*-Teppichen von Muurila wuchsen ausserdem einige *Alectoria jubata* v. *chalybaeiformis*-Exemplare; die Flechte wird von ABROMET (1900, S. 231) als auf Dünen (bei Steegen) vorkommend erwähnt. Auch einige Gräser des umgebenden Flugsandfeldes habe ich auf den »Moosdielen« angetroffen, nämlich *Festuca polesica* und *F. rubra* v. *arenaria*. Das erstgenannte Gras hatte bei seinem Wachstum die Partien der Moosdecke, in denen es aufgewachsen war, zersprengt.

Auch auf dem östlichen Flugsandfeld auf Seiskari kommen Moosdielen des obenbeschriebenen Typs vor; hier bestehen sie aber aus *Polytrichum piliferum*, ohne Beimischung von *Racomitrium*. Auch diese Moosbestände waren ausgedehnt, die grössten hatten eine Länge von 18 m und eine Breite von 5 m und wie in den obenerwähnten Fällen erstreckte sich die Längsachse rechtwinklig gegen die Richtung der herrschenden Winde. Die *Polytrichum*-Bestände waren ausserordentlich fest und ihre eingesandeten Oberflächen erhoben sich kaum über das Niveau des Sandes. Sie glichen noch mehr als die *Racomitrium*-Bestände Fussböden und der Zusammenhalt innerhalb derselben war sehr gross. Im Gegensatz zu dem letztgenannten Moos ist *Polytrichum piliferum* unverzweigt und die einzelnen Individuen stehen infolgedessen dicht nebeneinander. Man konnte grosse Stücke aus dem Boden nehmen, ohne dass diese zerfielen; sie waren flach und in der Regel 3—4 cm dick. Diese *Polytrichum*-»Dielen« auf Seiskari waren übrigens so charakteristisch, dass, wenn man bei der Wanderung in dem lockeren Flugsand plötzlich »festen Boden« fühlte, dieser sich regelmässig als solche ebene Moosdielen, die von dünnen Sandschichten ganz bedeckt waren, erwies. Oft waren die übersandeten Moosbestände vertrocknet, aber sie hatten ihren Zusammenhalt beibehalten.

In tieferem Sand waren die *Polytrichum*-Stengel bis zu 10 cm hoch, in seichtem Sand beträchtlich niedriger, gewöhnlich 3—4 cm; weiter unten waren sie vermorscht.

Viele von den Moosdielen auf dem Flugsandfeld von Seiskari waren mit *Stereocaulon paschale*, das auf dem Moos kleinere Flecke bildete, bewachsen. Die Flechte hatte Flugsand eingefangen und eine Sandkuppel von ca. 1 dm Höhe gebildet; wenn die Flechte und der Sandhaufen entfernt wurde, zeigte sich, dass das darunterliegende Moos welkte oder schon vertrocknet und schwarz war. In den Beständen kamen ausserdem einige *Festuca polesica*- und *Hieracium umbellatum* v. *dunense*-Exemplare vor.

Ähnliche *Polytrichum piliferum*-Matten wurden im Flugsandfeld von Syndalen auf Hangö-udd angetroffen; hier waren die Teppiche mit *Festuca polesica* und Kiefernpflanzen bewachsen.

Die oben erwähnten Moose überziehen auf gewissen Flugsandfeldern in Finnland die Deflationsflächen mit einer Decke, die geeignete Ausgangsstellen für höhere Pflanzen bildet. Die Moose erliegen hierbei allmählich der Übersandung. In den Flugsandfeldern bilden die Deflationsflächen eine vorübergehende Erscheinung.

#### Die Pflanzen der Erosionsmulden.

	Karel. Land- enge: Finn. Meerbusen.	Lavansaari	Ytterö	Yxpilä
Sandalgen .....	+	+	+	+
<i>Cladonia sylvatica</i> .....	—	—	—	+
<i>Stereocaulon paschale</i> .....	—	—	—	+
<i>Cetraria islandica</i> .....	—	—	—	+
<i>Ceratodon purpureus</i> .....	—	+	—	+
<i>Pleurozium Schreberi</i> .....	—	—	—	+
<i>Bryum</i> sp. ....	+	—	+	—
<i>Racomitrium canescens</i> .....	+	—	—	+
<i>Catharinea tenella</i> .....	+	—	—	—
<i>C. undulata</i> .....	+	—	—	—
<i>Polytrichum juniperinum</i> .....	+	+	+	+
<i>P. piliferum</i> .....	—	—	—	+
<i>Pohlia</i> sp. ....	+	—	—	—
<i>Agrostis stolonifera</i> H .....	—	+	+	—
<i>A. capillaris</i> H .....	+	+	—	—
<i>Calamagrostis epigejos</i> G .....	+	—	—	—
<i>Deschampsia flexuosa</i> H .....	—	—	—	+



	Karel. Land- enge: Finn. Meerbusen.	Lavansaari	Ytterö	Yxpilä
<i>Festuca rubra</i> H	—	—	+	—
<i>F. r. v. arenaria</i> H	—	+	+	—
<i>Elymus arenarius</i> G	+	+	+	+
<i>Carex arenaria</i> G	—	+	—	—
<i>C. canescens</i> H	+	—	—	—
<i>C. stellulata</i> H	+	—	—	—
<i>C. Goodenowii</i> G	—	+	+	+
<i>C. aquatilis</i> HH	—	—	—	+
<i>Juncus balticus</i> G	—	—	+	+
<i>J. filiformis</i> G	—	+	—	—
<i>J. lampocarpus</i> H	+	+	+	—
<i>J. nodulosus</i> G	—	+	—	—
<i>J. bufonius</i> Th	+	+	+	—
<i>Luzula multiflora</i> H	+	—	+	—
<i>Equisetum arvense</i> G	+	—	+	—
<i>Rumex acetosella</i> H	+	—	+	+
<i>Stellaria graminea</i> H	—	—	+	—
<i>Sagina nodosa</i> H	+	—	—	—
<i>S. procumbens</i> Th	—	+	—	—
<i>Honckenya peploides</i> H	—	—	+	+
<i>Spergularia rubra</i> H	+	—	—	—
<i>Ranunculus repens</i> H	—	+	—	—
<i>Cakile maritima</i> Th	—	+	—	—
<i>Potentilla anserina</i> H	—	+	—	—
<i>Solanum nigrum</i> Th	—	+	—	—
<i>Veronica serpyllifolia</i> H	—	+	—	—
<i>Galium palustre</i> H	—	+	—	—
<i>Achillea millefolium</i> H	—	—	—	+
<i>Leontodon autumnalis</i> H	—	—	+	—
<i>Hieracium umbell. v. dunense</i> H	—	+	—	+
<i>Pinus silvestris</i> M (Ch)	+ <sup>1</sup>	+ <sup>3</sup>	+ <sup>1,3</sup>	+ <sup>1,3</sup>
<i>Populus tremula</i> N	+ <sup>1</sup>	—	—	—
<i>Salix repens</i> Ch	—	—	—	+
<i>S. phylicifolia</i> N	+ <sup>1</sup>	+ <sup>1</sup>	+ <sup>1</sup>	+ <sup>1</sup>
<i>S. acutifolia</i> N	+ <sup>1</sup>	—	—	—
<i>Betula verrucosa</i> N	—	—	+ <sup>1</sup>	—
<i>B. pubescens</i> N	+ <sup>1</sup>	—	—	—
<i>Alnus incana</i> M (Ch)	+ <sup>1</sup>	—	+ <sup>1,3</sup>	+ <sup>1,2,3</sup>
<i>Empetrum nigrum</i> Ch	—	—	—	+
<i>Arctostaphylus uva ursi</i> Ch	—	—	—	+

1) Pflanze, 2) Strauch, 3) Baum.

Das biologische Spektrum der Vegetation der Erosionsmulden hat folgendes Aussehen:

	M	N	Ch	H	G	HH	Th
Anzahl der Arten	2	5	3	21	8	1	4
Prozentuale Verteilung	4.6	11.4	6.8	47.7	18.2	2.2	9.1

Schon die Anzahl und die Art der Typenklassen weist darauf hin, dass der Zufall in recht hohem Grade die Zusammensetzung der Vegetation beeinflusst hat (S. 104). Mit der Zeit verschwinden die Pflanzen der beiden letzten Klassen und einige Nanophanerophyten gehen durch Zuwachs in die erste Klasse über.

Die Pflanzen der Lagunen.

In der folgenden Tabelle bedeutet 1: in Lagunenwasser, 2: auf den Lagunenufern, 3: in eingesandeter Lagune mit feuchtem Sande wachsend, I und II die beiden Lagunen von Ino.

	Kuokkala			Kellomäki	Ino				Muurila
	1	2	3	3	I		II		3
					1	2	1	2	
Algen .....	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Ceratodon purpureus</i> .....	—	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Bryum</i> sp. ....	—	—	+	+	—	—	—	—	+
<i>Amblystegium</i> sp. ....	—	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Catharinaea tenella</i> .....	—	—	+	—	—	—	—	—	+
<i>C. undulata</i> .....	—	—	+	—	—	—	—	—	+
<i>Polytrichum juniperinum</i> .....	—	—	+	—	—	—	—	—	+
<i>Agrostis stolonifera</i> H .....	—	+	—	+	—	—	+	+	—
<i>A. st. v. maritima</i> H .....	—	+	—	+	—	—	—	—	—
<i>A. tenuis</i> H .....	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>A. capillaris</i> H .....	—	—	+	—	—	—	—	—	+
<i>Calamagrostis epigejos</i> G .....	—	+	+	+	—	—	—	—	—
<i>Poa pratensis</i> G .....	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>P. annua</i> Th .....	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Glyceria fluitans</i> HH .....	—	—	—	—	+	—	+	—	—
<i>Festuca polesica</i> H .....	—	—	+	—	—	—	—	—	+
<i>F. rubra v. arenaria</i> H .....	—	—	+	—	—	+	—	—	—
<i>Agropyron repens v. glaucum</i> G .....	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Elymus arenarius</i> G .....	—	—	+	+	—	—	—	—	+

	Koukkala			Kellomäki	Ino				Muurila
	1	2	3	3	I		II		3
					1	2	1	2	
<i>Scirpus acicularis</i> HH	—	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>S. uniglumis</i> G	—	+	—	—	+	+	+	—	—
<i>Carex contigua</i> H	—	—	+	—	—	—	—	—	+
<i>C. arenaria</i> G	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>C. leporina</i> H	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>C. canescens</i> H	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>C. stellulata</i> H	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>C. Goodenowii</i> G	—	—	+	+	—	+	+	+	—
<i>C. aquatilis</i> HH	+	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Juncus filiformis</i> G	—	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>J. lampocarpus</i> H	—	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>J. fuscoater</i> G	—	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>J. nodulosus</i> G	—	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>J. supinus</i> H	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>J. bufonius</i> Th	—	+	+	—	—	—	—	—	+
<i>Luzula multiflora</i> H	—	—	+	—	—	—	—	—	+
<i>Equisetum arvense</i> G	—	+	+	+	—	—	+	—	—
<i>E. fluviatile</i> HH	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Sparganium simplex</i> HH	—	—	—	—	+	—	—	—	—
<i>Potamogeton natans</i> HH	—	—	—	—	+	—	—	—	—
<i>Alisma plantago-aquatica</i> HH	+	+	—	—	—	—	+	—	—
<i>Sagittaria sagittifolia</i> HH	—	—	—	—	+	—	—	—	—
<i>Iris pseudacorus</i> HH	—	+	—	+	—	—	—	—	—
<i>Rumex crispus</i> H	—	—	—	+	—	+	—	—	—
<i>R. acetosella</i> H	—	—	+	+	—	—	—	—	+
<i>Polygonum hydropiper</i> Th	—	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>P. heterophyllum</i> v. <i>litorale</i> Th	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>P. dumetorum</i> Th	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Stellaria media</i> Th	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Sagina nodosa</i> H	—	—	+	—	—	+	—	—	—
<i>S. procumbens</i> Th	—	—	+	—	—	+	—	—	+
<i>Spergularia rubra</i> H	—	—	+	—	—	—	—	—	+
<i>Herniaria glabra</i> H	—	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>Nymphaea candida</i> HH	+	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Caltha palustris</i> H	—	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ranunculus flammula</i> HH	—	—	—	—	+	+	+	—	—
<i>R. repens</i> H	—	+	—	+	—	—	—	—	—
<i>Barbarea stricta</i> H	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Cardamine amara</i> H	—	—	—	—	+	—	+	—	—
<i>Drosera rotundifolia</i> H	—	—	+	—	—	—	—	—	—

	Kuokkala			Kellomäki	Ino				Muurila
	1	2	3	3	I		II		3
					1	2	1	2	
<i>Sedum acre</i> Ch	—	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>Comarum palustre</i> HH	—	+	—	+	+	—	+	+	—
<i>Potentilla erecta</i> H	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>P. anserina</i> H	—	+	—	+	—	+	—	+	—
<i>Trifolium repens</i> H	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>T. pratense</i> H	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Vicia cracca</i> H	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Viola canina</i> H	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Epilobium montanum</i> H	—	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>E. palustre</i> H	—	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>Myriophyllum verticillatum</i> HH	—	—	—	—	+	—	—	—	—
<i>Hippuris vulgaris</i> HH	+	—	—	—	+	—	+	—	—
<i>Cicuta virosa</i> HH	—	—	—	+	—	—	—	—	—
<i>Naumburgia thyrsiflora</i> HH	—	+	+	+	+	—	+	—	—
<i>Menyanthes trifoliata</i> HH	+	—	—	—	+	—	+	—	—
<i>Scutellaria galericulata</i> H	—	+	—	+	—	—	—	—	—
<i>Veronica scutellata</i> H	—	—	—	—	—	+	—	—	+
<i>V. beccabunga</i> H	—	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>V. officinalis</i> H	—	—	+	—	—	—	—	—	+
<i>Linaria vulgaris</i> G	—	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>Galium palustre</i> H	—	—	—	+	—	+	—	—	—
<i>Campanula rotundifolia</i> H	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Senecio viscosus</i> Th	—	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>Bidens tripartitus</i> Th	—	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>Tussilago farfara</i> G	—	—	—	—	—	—	—	—	+
<i>Leontodon autumnalis</i> H	—	—	—	—	—	+	—	—	—
<i>Taraxacum</i> sp. H	—	—	—	+	—	+	—	—	—
<i>Hieracium umbell.</i> v. <i>dunense</i> H	—	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Pinus silvestris</i> Ch	—	—	+ <sup>1</sup>	+ <sup>1</sup>	—	—	—	—	—
<i>Salix phylicifolia</i> N	—	—	—	—	—	—	—	—	+ <sup>1</sup>
<i>S. acutifolia</i> N	—	+ <sup>1</sup>	—	—	—	—	—	—	—
<i>Betula verrucosa</i> N	—	—	—	—	—	—	—	—	+ <sup>1</sup>
<i>Alnus glutinosa</i> N (M)	—	—	—	+ <sup>1</sup>	—	—	—	—	+ <sup>3</sup>
<i>A. incana</i> N	—	—	+ <sup>2</sup>	—	—	—	—	—	—

1) Jungpflanze, 2) Strauch, 3) Baum.



Das biologische Spektrum der Vegetation geht aus der folgenden Tabelle hervor:

	N	Ch	H	G	HH	Th
Anzahl der Arten	5	2	40	13	17	9
Prozentuale Verteilung	5.8	2.3	46.5	15.1	19.8	10.5

Beim Vergleich mit dem Spektrum der Vegetation der Erosionsmulden (S. 110) fällt der grosse Prozentsatz der Helo- und Hydrophyten auf. Mit der Einsandung der Lagunen geht Hand in Hand das Verschwinden der letztgenannten und der Zuwachs der Pflanzen der beiden ersten Klassen, wobei neue Klassen, M, MM, auftreten. Vergl. S. 104.

## Kap. VII. Die Flüsse und die Bäche.

Einige Dünengebiete auf der Karelischen Landenge werden von Bach- oder Flussbetten durchschnitten, von denen einige im Frühling und Herbst, andere auch im Winter und Sommer Wasser führen. Manche dieser Furchen waren während des Sommers, wo ich die Dünengebiete besuchte, in solchem Grade mit Flugsand gefüllt, dass sie in den letzten Jahren kaum Wasser in grösserer Menge hatten führen können.

In einigen Fällen beeinflussen die kleinen Wasserläufe das Aussehen und die Entwicklung der Vegetation auf den Dünen in ihrer Umgebung. So wuchsen in einer Reihe von Dünengebieten am Ladoga-See in der Lakustrine an den schmalen Wasserläufen Bäume und Sträucher, welche Flugsand eingefangen und Dünen aufgebaut hatten. Die ca. 2 m hohe Düne an der Mündung des 3 m breiten Flusses Riiskanjoki ist z. B. hauptsächlich von *Salix acutifolia*, gewisse Dünen im Dünengebiet von Savotinhiekka von *Alnus incana*, *Prunus padus* und *Sorbus aucuparia*, einige Dünen im Gebiet von Haminanhiekka von *Salix acutifolia*, *Alnus incana* und *Betula verrucosa* gebaut. Sehr oft zwingt Sandflug die Wasserläufe einen neuen Weg zu nehmen; die wasserleeren Furchen werden mit Sand gefüllt, wobei die Sträucher und Bäume an den Ufern der ehemaligen Flüsse und Bäche den früheren Verlauf derselben angeben (S. 106).

Bei meiner ersten Untersuchung im Sommer 1924 wurde das Flugsandfeld von Kellomäki von einem 1—2 m breiten Bach mit ziemlichem Gefälle durchflossen. Die näher am Bache liegenden Teile des Flugsandfeldes hatten eine Vegetation, die zonal angeordnet war. Unmittelbar am Bache wuchsen Uferpflanzen verschiedener Art; in der landeinwärts folgenden Zone traten neben Uferpflanzen eine grosse Anzahl von Ruderten wie auch Dünenpflanzen auf;

das Vorkommen der Ruderaten wird dadurch erklärt, dass der Bach, bevor er in das Flugsandfeld eintritt, durch Dörfer, Äcker, Wiesen usw. fliesst. Weiter landeinwärts schliesslich war diese Vegetation durch typische Dünenpflanzen ersetzt worden.

Viele der eingesandeten Bachfurchen sind bewachsen. In Furchen, die im Sommer wasserleer sind, deren Boden jedoch feucht ist, trifft man ein- und mehrjährige Uferpflanzen, aber auch einige Dünenpflanzen. Furchen dagegen, die schon lange trocken sind und deshalb Flugsand in grösseren Mengen aufweisen, sind mit Dünengräsern bewachsen. In einer solchen Furche auf der Karelischen Landenge wuchs ausser Dünengräsern auch ein grosser Bestand von *Eupteris aquilina*.

Die ausgetrockneten Fluss- und Bachfurchen werden allmählich mit Flugsand gefüllt und gehen schliesslich spurlos in den umgebenden Flugsandfeldern auf.

Es kann indessen vorkommen, dass durch Flugsandgebiete fliessende Wasserläufe, die aus dem einen oder anderen Grunde ihr Bett verlassen haben, dieses wieder aufsuchen. Das war bei dem obenerwähnten Flüsschen bei Kellomäki der Fall. Während des Orkans im September 1924 wurde seine Mündung durch das Hochwasser so mit Sand gefüllt, dass es sich einen neuen Weg zum Meer suchen musste; einen solchen fand das Wasser in der Reihe der längst eingesandeten bewachsenen Vertiefungen im nördlichen Teil des Flugsandfeldes, die Reste des alten Flusslaufes darstellten.

Die folgende Artenliste verzeichnet die Pflanzenarten in den Furchen dreier ehemaliger Bäche in der Nähe von Lautaranta und an dem Flüsschen von Kellomäki.

*Die Pflanzen in und an Bachfurchen.*

	Kellomäki	Lautaranta
Sandalgen .....	+	—
<i>Alopecurus geniculatus</i> H .....	+	—
<i>Agrostis stolonifera</i> v. <i>maritima</i> H .....	+	+
<i>Anthoxanthum odoratum</i> H .....	+	—
<i>Calamagrostis epigejos</i> G .....	+	+
<i>Poa annua</i> Th .....	+	+
<i>Deschampsia caespitosa</i> H .....	+	—
<i>Agropyron repens</i> G .....	+	+
<i>Elymus arenarius</i> G .....	—	+
<i>Carex stellulata</i> H .....	+	—
<i>C. canescens</i> H .....	+	—
<i>Juncus bufonius</i> Th .....	—	+

	Kellomäki	Lautaranta
<i>Eupteris aquilina</i> G .....	—	+
<i>Equisetum arvense</i> G .....	+	+
<i>Urtica dioeca</i> H .....	+	+
<i>Rumex acetosella</i> H .....	+	—
<i>R. crispus</i> H .....	+	—
<i>Polygonum tomentosum</i> v. <i>inc.</i> Th .....	+	—
<i>P. hydropiper</i> Th .....	+	—
<i>P. Ragi</i> Th .....	+	—
<i>Honckenya peploides</i> H .....	+	—
<i>Sagina procumbens</i> Th .....	+	—
<i>Stellaria media</i> Th .....	—	+
<i>Spergularia rubra</i> H .....	+	+
<i>Ranunculus sceleratus</i> Th .....	+	—
<i>Berteroa incana</i> H .....	+	—
<i>Potentilla anserina</i> H .....	+	+
<i>P. erecta</i> H .....	—	+
<i>Radicula palustris</i> Th .....	+	—
<i>Cakile maritima</i> Th .....	+	—
<i>Sedum acre</i> Ch .....	+	—
<i>Viola canina</i> H .....	—	+
<i>Myosotis scorpioides</i> H .....	+	—
<i>Plantago major</i> H .....	+	—
<i>Gnaphalium uliginosum</i> Th .....	—	+
<i>Tussilago farfara</i> G .....	+	—
<i>Senecio vulgaris</i> Th .....	+	—

Das biologische Spektrum der Vegetation hat das folgende Aussehen:

	Ch	H	G	Th
Anzahl der Arten	1	17	6	12
Prozentuale Verteilung	2.8	47.2	16.7	33.3

### III. Über die Autökologie der Dünenpflanzen.

Bei meinen Untersuchungen über die Sukzession der Flugsandvegetation habe ich einige Beobachtungen über das Verhalten der Pflanzen im Dünen-sand gemacht. In dem synökologischen Teil der vorliegenden Arbeit sind manche dieser Beobachtungen schon besprochen worden. Im folgenden sollen diese Fragen eingehender erörtert werden, ohne dass jedoch eine erschöpfende Behandlung derselben beabsichtigt ist.

## Kap. I. Der Kampf der Dünenpflanzen gegen den Sandflug.

Es ist eine häufig wiederkehrende Erscheinung, dass an Flugsandfelder grenzender Waldboden verschiedener Art, Marschwiesen u. a. versanden; dasselbe ist auch bei Depressionen innerhalb der Dünengebiete, Wasserläufen, die durch dieselben fliessen usw. der Fall. Hierdurch wird die vorhandene Vegetation eingesandet, und zwar Gräser und Kräuter schneller als Sträucher und Bäume, die infolge ihrer Höhe langsamer der Einsadung verfallen.

Allmählich geraten somit die Pflanzen in ein Milieu, das ihren Lebensbedingungen nicht mehr entspricht.

### A. Die Holzpflanzen.

Ein grosser Teil der zufällig im Flugsand und in den Dünen wachsenden Bäume und Sträucher besitzt die Fähigkeit in verschiedener Weise sich den neuen Verhältnissen, die mit dem Flugsand eingetreten sind, anzupassen. Im Sande erweisen sie sich oft als unerwartet zählebig, was davon abhängt, dass sie einerseits Assimilationssprosse als Ersatz für die im Sand begraben erzeugen, anderseits Adventivwurzeln als Ersatz für das ursprüngliche oft stark verschüttete Wurzelsystem bilden können.

Von Zwergsträuchern habe ich *Vaccinium myrtillus* in Dünen beobachtet. Durch Graben konnte ich den Strauch 1  $\frac{1}{3}$  m senkrecht abwärts verfolgen, ohne seine untersten Teile zu erreichen. Die Höhe des Zwergstrauches über der Dünenoberfläche war 15 cm. Die eingesandeten Zweige waren schief aufwärts gerichtet. Die in dem Sande befindlichen zahlreichen Stämme bzw. Rhizome hatten Adventivwurzeln gebildet, die schon einige Zentimeter unter der Oberfläche der Dünen angetroffen wurden; von den Stämmen gingen grosse Mengen von Sprossen aus. Der Zwergstrauch war fertil.

Typisch ist, dass die eingesandeten Ast-Etagen bei *Pinus silvestris* aufwärts wachsen und somit einen Kranz um den Stamm bilden. Dieselbe Beobachtung hat KELLEY (1927, S. 94) bei *Pinus rigida* gemacht. — In vielen Fällen scheinen die Kiefernäste dank ihrer Adventivwurzeln ein mehr oder minder selbständiges Leben in der Düne führen zu können. So fand ich in einem sekundär auf der Windböschung der Randdüne von Suisaari entstandenen Dünenhügel eine Kiefer, deren Hauptstamm, an der Sandoberfläche 23 cm im Durchschnitt, abgestorben und einige Meter über dieser abgebrochen war (Abb. 16). Der Hügel war von einer Anzahl Äste durchwachsen, von denen einige gleich an der Sandoberfläche, andere wieder in einer Tiefe, die bei dem Graben nicht erreicht wurde, vom Stamme ausgingen. Die peripherischen Teile der Äste bildeten um den dünnen Stamm ein  $\frac{1}{2}$  m hohes Dickicht. Eingesandete Kiefern sind von KLINGE (1886, S. 84) beschrieben worden.



Seltener findet man auf unseren Flugsandfeldern eingesandete junge Fichten, *Picea abies*. Am Rande des Waldes, der auf der N-Küste von Lavan-saari das Flugsandfeld begrenzt, hatten einige junge Fichten Sand zu 1—2 m hohen Dünen aufgehäuft. Während die untersten Ast-Etagen ganz verschüttet waren, waren die oberen Astkränze nur teilweise eingesandet. Ihre aus dem Sande herausragenden Spitzen waren vertikal gewachsen und hatten dadurch, dass die Sekundäräste dann wieder horizontal gerichtet waren, die Form regelmässig gewachsener Fichten erhalten. Der kurze Hauptstamm der »Mutterfichte«, der aus dem Zentrum des Dünenhügels hervorragte, war somit, oberflächlich gesehen, von einem Kreis kleiner Fichten von einigen Dezimeter Höhe umgeben. Auch hier hatten die eingesandeten Partien der Äste Adventivwurzeln gebildet.

EHRSTRÖM (1911, S. 395—396) erwähnt ähnliches von den Dünen von Kuokkala. Er fand hier einige 2—2 1/2 m hohe Kiefern und Fichten von normaler Wuchsform, die sich bei näherer Untersuchung indessen als aus der Düne gerade aufsteigende sekundäre Äste erwiesen, die von im Sande ganz versteckten primären Ästen ausgingen, die ihrerseits wieder aus abgehauenen und tief im Sande begrabenen Stämmen hervorwuchsen.

Dieselbe Beobachtung kann man bei Laubbäumen machen. Bei jungen Birken, *Betula verrucosa* und *B. pubescens*, die mehrere Meter tief eingesandet waren, war der Hauptstamm erhalten, und von den aufwärtsgerichteten und baumähnlichen Wipfelteilen der Äste umgeben. In anderen Fällen war der obere Teil des Hauptstammes abgestorben und abgebrochen und an seiner Stelle hatte sich ein sekundärer Dünenhügel gebildet, der von 1 m hohen Birken — den aus dem Sand hervorgewachsenen Teilen der eingesandeten Äste — kreisförmig umgeben war. Die im Sande befindlichen Partien der Äste hatten Adventivwurzeln erzeugt. Betr. *Alnus* in derselben Lage siehe S. 97 und Abb. 17.

Im Vergleich zu den Fichten und Kiefern unserer Dünengebiete besitzen die Laubbäume erheblich grössere Voraussetzungen im Flugsand weiterzuleben. Sie bilden grössere Mengen Adventivwurzeln und Reproduktions-sprosse aus — es ist zweifelhaft, ob die erwähnten Nadelbäume im Sande solche Sprosse überhaupt erzeugen können — und sind somit in der Düne viel zählebiger als diese.

Die Traubenkirsche, *Prunus padus*, kommt reichlich auf den Tuomipakat-Dünen vor. Die Stämme der Bäume steckten im Sande, aus welchem sich ihre Kronen in Form hoher, aber lichter Gebüschte erhoben. Die Teile der Zweige, die übersandet waren, hatten zahlreiche Stammsprosse und Adventivwurzeln, die letzteren ihrerseits auch Wurzelsprosse erzeugt. Durch Sandflug waren hie und da Adventivwurzeln blossgelegt und aus ihnen wuchsen ganze Reihen von Sprossen empor: eine solche Reihe war an einer Stelle 105 cm lang, die Höhe der Wurzelsprosse betrug 50—75 cm.

Ein anderes Beispiel für diese Erscheinung bietet die Erle. Am Rande der feuchten Depression auf dem Flugsandfeld von Muurila stand eine Schwarzerle, *Alnus glutinosa*, deren Höhe 9 m war; ihre Dicke an der Sandoberfläche betrug 25 cm. 1  $\frac{3}{4}$  m über dieser ging vom Stamm eine dicke Adventivwurzel schief abwärts in den Sand. Unmittelbar oberhalb des Ausgangspunktes der Wurzel sah man eine grosse Anzahl abgebrochener Adventivwurzeln und um diese herum eine Menge frischer blatttragender Stammsprosse. Auch an der Sandoberfläche trat eine Zone mit Wurzeln und blatttragenden Stammsprossen auf. Zwischen diesen beiden Zonen fanden sich keine Wurzeln und Sprosse; auch Flechten fehlten hier auf der Rinde. — Unzweifelhaft ist die Erle früher mit Flugsand bis zu ca. 2 m Höhe umgeben gewesen; in der feuchten Sandschicht, die hier wie in anderen Dünen in einer Tiefe von einigen Dezimetern unter der Oberfläche angetroffen wird, hatte der Stamm Wurzeln und Sprosse gebildet, die, nachdem der Sand weggetrieben und der Baum freigelegt war, in der erwähnten Höhe zum Vorschein kamen. Das ca. 2 m tiefer gelegene System von Wurzeln und Sprossen, das wahrscheinlich vom Grundwasser abhängig war, war zur Zeit meiner Untersuchung durch Sandflug teilweise entblösst worden.

Einen ähnlichen Vorgang habe ich bei der Birke, *Betula verrucosa*, beobachtet. In der Nähe von Kellomäki befindet sich ein kleiner Birkenhain, von dem einige Bäume in einer ca. 4 m hohen Düne stehen, andere, die sich früher in derselben Lage befunden hatten, sind jetzt infolge der Wanderung der Düne aus dem Zusammenhang mit dieser gelöst worden (Abb. 19). Eine der letztgenannten Birken, die abgestorben war und einen Durchmesser von 35 cm an der Sandoberfläche erreichte, zeigte in 2—3 m Höhe zahlreiche vom Stamme ausgehende Adventivwurzeln. Von diesen hatten zwei einen Durchschnitt an der Basis von 3—4 cm, während ihre Länge über 3 m betrug; an der Spitze verzweigten sich die Wurzeln stark. Neben diesen dicken Wurzeln gingen vom Stamm zahlreiche fadenförmige Wurzeln aus, die dichte Bündel bildeten. Die Wurzeln, die nur einige Dezimeter Länge hatten, waren an der Spitze stark verzweigt.

Die Ursache des oben erwähnten Verhaltens der Äste ist wohl in einer durch die Einsandung hervorgerufenen Veränderung der Korrelationsverhältnisse zwischen Hauptstamm und Ästen zu suchen. Infolge der Einsandung tritt augenscheinlich eine Lockerung in der Abhängigkeit der Äste von dem Mutterstamm ein, die schliesslich zu einer Trennung führen kann. Schon zu Beginn der Einsandung bemerkt man eine Tendenz zum Selbständigwerden der Äste, die sich als eine Veränderung der Wachstumsrichtung äussert und die als »Umstimmung der geotropischen Reizbarkeit« (SIERP 1928, S. 282) erklärt werden muss: anstatt wie früher eine mehr oder weniger plagiogeotropische Lage zu behalten, biegen sich die Spitzen der mit Flugsand beladenen Äste

aufwärts, sie werden negativ geotropisch. Auf eine spätere Trennung von dem Mutterstamm deutet auch die Ausbildung der Adventivwurzeln hin, welche die im Sande befindlichen Teile der Äste, sowohl der obengenannten Nadelhölzer als der Laubhölzer, erzeugen. Mit dem Absterben des Hauptstammes und der oberhalb der Sandoberfläche befindlichen Äste, wofür oben Beispiele gegeben wurden, sind die eingesandeten Äste jetzt in der Lage, als selbständige Individuen weiterzuleben.

Bei den in den Wanderdünen vorkommenden Laubbäumen, deren Stämme im Sande verschüttet sind und deren Kronen buschförmig aus diesem hervorschiessen, liegt die Möglichkeit vor, dass mindestens in gewissen Fällen die Hauptstämme der Bäume entweder ganz oder nur in ihren oberen Teilen abgestorben sind und dass die Äste, die früher die Krone gebildet haben, neben sukzessiv neugebildeten Sprossen ein selbständiges Leben im Dünen-sand führen können (vergl. S. 116). Dies würde voraussetzen, dass das adventive Wurzelsystem gross genug ist, um den Wasserbedarf der Bäume in der Düne zu decken. Denn es wird, worauf COWLES (1899, S. 233) hinweist, für das ursprüngliche Wurzelsystem immer schwerer genügend Wasser zu beschaffen je höher die Bäume werden. Wahrscheinlich wirkt auch die niedrige Temperatur u. a. Faktoren herabsetzend auf diese Fähigkeit ein.

Andererseits findet man in den buschartigen ehemaligen Kronen auf der Düne von Vattaja auch trockene Äste; sogar ganze »Kronen« waren vertrocknet, was darauf hindeutet, dass diese sich nicht von dem Hauptstamm zu isolieren vermocht hatten.

Die Kiefer und die Fichte scheinen keine neuen Reproduktionssprosse an Stelle der im Sande begrabenen erzeugen zu können. Diese Fähigkeit ist bei der Birke sehr gering, bei der Traubenkirsche und Erle jedoch, wie aus dem obengenannten hervorgeht, erheblich grösser. Hiermit hängt auch die Erscheinung zusammen, dass die erwähnten Bäume verschieden lange Zeit in der Düne ausdauern können.

Nach meinen Erfahrungen von der Wanderdüne auf Vattaja scheinen tief eingesandete alte Kiefern und Fichten am schnellsten zu unterliegen; längere Zeit behaupten sich die Birken, am längsten die Traubenkirschen und die Erlen. Betr. die Widerstandsfähigkeit eingesandeter Bäume auf der Frischen Nehrung erwähnt HAGEN (GERHARDT 1900, S. 140), dass die Kiefern nur eine relativ kurze Zeit in der Düne aushalten konnten, während die Schwarzerlen hier mehrere Jahre lang weiter wuchsen und frische Sprosse erzeugten. In diesem Zusammenhang sei erwähnt, dass nur ein kleiner Teil von den vielen bis 6 m eingesandeten alten Kiefern der Wanderdüne von Seiskari, die ILVESSALO (1927, Fig. 2) erwähnt, gestorben sind. Auch PREUSS (1912, S. 81) erwähnt in Dünen wachsende Bäume; u. a. sah er auf der Frischen Nehrung eine alte Linde, die, obschon bis zu der umfangreichen Krone eingesandet, doch zu wachsen fortfuhr.

Die Fähigkeit der Bäume in der Düne fortzukommen wird natürlich in erster Linie durch die Höhe bestimmt, bis zu welcher sie eingesandet sind; aber auch die Feinheit des Sandes und andere Umstände sind von Einfluss (vergl. unten S. 126).

## B. Die Gräser und die Kräuter.

Es ist kein Zufall, dass ein grosser Teil der Gräser und Kräuter des beweglichen Flugsandes mit Rhizomen, entweder wagerechten oder senkrechten, versehen ist. Diese befähigen nämlich die Pflanzen mit dem steigenden Sande zu wachsen und in gewissem Grade auch ihr Verhältnis zu den Fluktuationen der Sandoberfläche bei Sandflug zu regulieren. Diese Fähigkeit zeigt sich in erster Linie bei Dünenpflanzen mit horizontalen Rhizomen; in geringerem Masse ist sie bei Rasen- u. a. Pflanzen mit vertikal gerichteten Rhizomen vorhanden. Bei gewissen Rasen bildenden Gräsern führt eine Verlängerung der Wurzelstöcke die Auflösung des Rasens herbei.

### 1. Die Pflanzen mit wagerechten Rhizomen.

Die horizontalen Rhizome besitzen gewöhnlich eine feste und harte, von Niederblättern gebildete Spitze, die leicht durch den Sand dringt. Die Rhizomspitzen können sogar ein sehr zähes Substrat durchwachsen; so war auf dem Flugsandfelde von Kuokkala *Calamagrostis epigejos* durch verwelkte Stücke von Binsen- und Rohrstengeln, die massenhaft auf dem Litoral angetrieben und mit Sand bedeckt waren, hindurchgewachsen. Wenn Exemplare des Grases ausgegraben wurden, hafteten an ihnen Teile der erwähnten Stengel. Dieselbe Erscheinung habe ich bei *Agropyron repens* und *Honckenya peploides* beobachtet.

Die wagerechten Rhizome wachsen in einer bestimmten Tiefe unter der Sandoberfläche. Wird der Abstand von der Oberfläche entweder durch Deflation vermindert oder durch Akkumulation vergrössert, so reagieren die Luftspresse und Rhizome in ganz charakteristischer Weise.

Die Stengel von *Juncus balticus* haben auf solchen Stellen unserer Flugsandfelder, wo die Pflanze, obschon sie in beweglichem Flugsande steht, nicht in höherem Grade eingesandet ist, eine Höhe von 35—50 cm. Das war auf Ytterö, Vattaja und Tauvo der Fall. Dagegen betrug auf Vattaja die Höhe der Pflanze in einer Düne von einigen Dezimetern Höhe 55 cm, in einer ähnlichen Düne auf Tauvo, die 60 cm hoch war, 75 cm (Abb. 9). Auch die Zweige des Blütenstandes können bei Einsandung verlängert werden. Im Dünengebiet von Vattaja war *Juncus balticus* bis zu den Blütenständen eingesandet; die längsten aus dem Sande hervorragenden Zweige waren  $10\frac{1}{2}$  cm lang, während die normale Länge einige Zentimeter beträgt (Fig. 5).



In diesen Fällen ist das Höhenwachstum durch die veränderten Beleuchtungsverhältnisse, welche die Luftstämme bzw. Blütenzweige durch die Einsandung erfahren haben, bedingt.

Die Rhizome von *Juncus balticus* zeigen im Flugsande oft einen wellenförmigen Verlauf, wobei der »Wellenkamm« einer Periode mit Sandzufuhr über dem Rhizom, das »Wellental« einer Periode mit Sandverminderung entspricht; wenn die Akkumulation und Deflation einander das Gleichgewicht halten, verläuft das Rhizom lange Strecken parallel zur Sandoberfläche. Beobachtungen über das schief aufwärts gerichtete Wachstum des *Juncus balticus*-Rhizoms bei starker Übersandung finden sich bei ABROMEIT (1900, S. 184—185) und WARMING (1909, S. 232).

Ähnlich verhält es sich in vieler Beziehung mit *Carex arenaria* im Flugsand. So werden bei kräftiger Sandzufuhr die Halme des Riedgrases bedeutend höher als bei geringer, eine Beobachtung, die auch WARMING (l. c., S. 230) gemacht hat. Auch verändert das Rhizom seine Richtung, wenn die Sandschicht dicker oder dünner als die normale ist. Das Verhalten der Sandsegge im Flugsand ist von vielen Autoren erwähnt worden: KLINGE (1886), BUCHENAU (1889), ERIKSON (1894, 1896), ABROMEIT (1900), REINKE (1903, 1909), MASSART (1908), WARMING (1909) u. a. Von Interesse ist die Beobachtung MASSARTS (S. 277), dass, wenn das Rhizom von *Carex arenaria* von abnorm dicken Sandschichten überlagert wird, die Spitze des Rhizoms durch Aufwärtswachsen die normale Tiefe aufsucht; auch DARBISHIRE (1924) hat ähnliche Beobachtungen gemacht. MASSART erwähnt (S. 277) weiter, dass die Spitze des Rhizoms, wenn dieses durch Sandflug allzu nahe an der Sandoberfläche zu liegen kommt, abwärts gebogen wird und in dieser Richtung weiterwächst, bis die Normaltiefe erreicht ist. Ähnliche Beobachtungen habe ich auf dem Flugsandfeld von Kellomäki gemacht. Hier fand ich einige Exemplare der Sandsegge, bei denen der vordere Teil der Rhizome in hohem steilem Bogen aus dem Sande in die Luft emporragte und mit der Spitze wieder in diesen hineinwuchs. In einem Falle war die Höhe des Bogens über der Sandoberfläche 11 cm, die Breite, d. h. der Abstand zwischen den Endpunkten auf der Sandoberfläche 14 cm. Die Spitze war 14 cm schräg in den Sand hineingewachsen. In einem zweiten Falle betrugen die entsprechenden Werte 10, 21 und 2 cm. Die grünlichen Rhizombögen hatten im allgemeinen keine Wurzeln; in einem Falle hatte sich eine Wurzel auf der in dem Sand wachsenden Spitze gebildet.



Fig. 5. *Juncus balticus* im Flugsand. Lohtaja. 20. VII. 1926. — 1/3 nat. Gr.

Solche durch Änderung der geotropischen Ruhelage bedingte Verkrümmungen von Rhizomen können verschiedene Ursachen haben. Zu tief und zu hoch im Sande gelegene Rhizome suchen durch Zuwachs in negativ bzw. positiv geotropischer Richtung die normale Lage zu erreichen. Hier genügt offenbar, wie SIERP (l. c., S. 282) hervorhebt, oft der Lichteinfluss auf den oberirdischen Spross teil um das unterirdische Rhizom zu dirigieren. Die durch Sandflug entblößten Rhizome, wie bei *Carex arenaria*, empfinden unmittelbar die Veränderung der Beleuchtung und reagieren scharf auf dieselbe.

Eine weitere Ursache der Aufwärtskrümmung kann man in dem Sauerstoffmangel der tieferen Sandschichten sehen, wodurch das Rhizom zu negativ geotropischem Wachstum gezwungen wird (SIERP l. c., S. 283).

Von mehreren Forschern wie ERIKSON (1896), WARMING (1891, 1906, 1909) u. a. ist auch das Verhalten von *Honckenya peploides* im Flugsand beschrieben worden. Bei starker Sandzufuhr wachsen die Spitzen der Rhizome des Krautes bis zu einem bestimmten Abstand von der Sandoberfläche aufwärts, wonach sie wieder horizontale Richtung einnehmen. Auf dem Flugsandfelde von Ytterö habe ich in älteren *Festuceta*, deren Bodenvegetation aus *Honckenya* bestand, beim Graben bis in  $1\frac{1}{2}$  m Tiefe Rhizome des Krautes gefunden, die aus noch grösserer Tiefe schief—vertikal aufwärts wuchsen, um sich ca. 2 cm unter der Sandoberfläche beinahe rechtwinklig zu krümmen und mehr oder weniger horizontal, parallel zur Oberfläche weiter zu wachsen. Durch Sandflug entblößte Rhizome verwelken recht schnell: auf Ytterö sah ich ein Durcheinander von toten, aber auch lebenden Rhizomen über den steilen Böschungen der Erosionsmulden hängen.

## 2. Die Pflanzen mit senkrechten Rhizomen.

Zu den Pflanzen mit vertikal wachsenden Rhizomen auf Flugsand gehören in unseren Dünengebieten *Festuca polesica*, *F. ovina*, *Deschampsia flexuosa*, *Hieracium umbellatum* v. *dunense* u. a. Unter normalen Verhältnissen, bei unbedeutender Sandzufuhr, haben sie Rasenform, bei kräftiger Sandzufuhr verliert der Rasen seinen Zusammenhalt.

Oben (S. 59) wurde betr. *Festuca polesica* erwähnt, dass ihre Rasen bei Einsandung allmählich an Festigkeit verlieren; die schief aufwärts gerichteten Rhizome, die unter gewöhnlichen Verhältnissen nur einige Millimeter lang werden, wachsen bei intensiverer Sandzufuhr stark in die Länge bis zu mehreren Zentimetern — ich habe Längen von 4—5 cm gemessen — und tragen an der Spitze kleine Büschel. Das Gras bildet so jedes Jahr ein System von zentrifugal geordneten Sprossen, »Etagen«, bis zur Sandoberfläche. Nach und nach kann sich auf diese Weise ein früher kompaktes Individuum zu einem ausgedehnten lockeren Rasen auswachsen. Nach meinen Erfahrungen ist die

Anzahl der Etagen bei *Festuca polesica* gewöhnlich 4, in einigen Fällen 5; die älteren Teile sind verwest. Dieselbe Art zu wachsen hat das in den Dünengebieten u. a. Dänemarks und Deutschlands vorkommende Gras *Corynephorus canescens*, das von WARMING, GRAEBNER u. a. beschrieben ist.

Bei intensiver Sandzufuhr sammelt sich der Sand oft innerhalb grösserer kompakter *Festuca polesica*-Rasen und füllt diese ganz an. Dann sieht man in dem Zentrum des Rasens einen kuppelförmigen Sandhaufen, von den dichtgestellten Halmen des Grasses umgeben — ein graugrüner Kranz um die helle Kuppel von Flugsand.

Auch *Festuca ovina* verlängert bei Einsandung seine Rhizome, was von RESVOLL (1906, S. 275) und GRAEBNER (1910, S. 275) erwähnt wird. Bei den von mir untersuchten Exemplaren waren die längsten Rhizome 9 cm (Fig. 6). Im Zusammenhang mit der



Fig. 6. *Festuca ovina* in weisser Düne. Kalajoki. 3. VII. 1927.  
1/3 natürl. Grösse.

Ausbildung von langgestreckten Rhizomen steht die Entstehung der eigentümlichen *Festuca ovina*-Terrassen, die ich auf der Windböschung der Düne Tuomipakat beobachtete. Der Schafschwingel trat hier in langen parallelen Reihen auf, die sich treppenförmig an der Böschung entlang zogen und deren Längsachse rechtwinklig gegen den herrschenden Wind gestellt war. Jede Terrasse bestand aus einer kompakten vertikalen Graswand, die bis zu  $\frac{1}{2}$  m hoch sein konnte, und einer grasleeren horizontalen Sandfläche von  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$  m Breite. Wahrscheinlich sind die Terrassen folgendermassen entstanden: durch die recht intensive Einsandung der *Festuca*-Rasen wurden ihre Rhizome verlängert, so dass sich zentrifugal angeordnete Sprosssysteme bildeten — ähnlich wie bei *Festuca polesica*. So lange die Sandzufuhr anhielt, sammelte sich der Flugsand auf der Leeseite der vordersten Sprossreihen und bedeckte die hintersten Sprosse; diese fand ich auch beim Graben im Sande der horizontalen Ebene der Terrasse, aber welkend oder tot. Die vordersten Sprossreihen, durch welche der grösste Teil des Flugsandes passiert, hatten in dem Sand, der innerhalb der Reihen zurückbleibt, eine Etage nach der anderen gebildet. Dadurch, dass also nur die vordersten Reihen der verschiedenen Sprosssysteme weiter wachsen, während die übrigen mit Flugsand bedeckt werden, entstehen die parallelen Grasreihen oder Grasterrassen.

Der Abstand der »Treppenstufen« war  $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$  m, ihre Länge konnte bis zu



Fig. 7. *Hieracium umbellatum* v. *dunense* im beweglichen Flugsand. Seiskari. 12.VII. 1926. — 1/3 nat. Gr.

2 m betragen, gegen den Kamm der Düne zu waren die Reihen deutlicher ausgeprägt (Abb. 13).

Auch *Deschampsia flexuosa* bildet, wie schon RESVOLL (l. c., S. 260) erwähnt, Etagen. Die grösste Anzahl, die ich festgestellt habe, war 5. Grosse, dichte Rasen des Grases können Graskränze um Sandhaufen herum bilden.

Auf der Wanderdüne von Seiskari sah ich in einer der Einsandung am meisten ausgesetzten Partie der Leeseite, die ganz vegetationslos schien, einige Millimeter hohe Bildungen aus dem Sande hervorschiessen. Es waren die gelb-weissen Spitzen der Stengel von *Hieracium umbellatum* v. *dunense*, die unverzweigt waren und 20—26 cm im Flugsand begraben waren. Die erwähnten Stengel bildeten Jahrestriebe, die von schief aufwärts wachsenden schwach verzweigten dünnen Rhizomen ausgingen (Fig. 7). — Es verdient erwähnt zu werden, dass beim Graben in dieser Partie der Böschung im Sande ganz verschüttete Rasen von *Festuca polesica* angetroffen wurden, die nicht in gleichem Grade wie *Hieracium* mit dem Sand gleichen Schritt zu halten vermocht hatten. — Die im Sande steckenden Sprosse des Krautes waren mit 1—2 mm breiten und 10—25 mm langen weissen

schuppenartigen Blättern, welche dicht gegen den Stengel gedrückt waren, versehen. Wenn die Stengelspitze die Sandoberfläche erreichte, wurde sie rechtwinklig umgebogen und wuchs horizontal über den Sand weiter. — Der blütentragende Teil des horizontal wachsenden Stengels kann sich entweder wieder aufwärts richten oder wagerecht bleiben; in beiden Fällen wachsen jedoch die Stiele der Blütenkörbchen aufwärts. In gegen Wind und Sandzufuhr geschützter Lage wachsen die stark verzweigten Jahrestriebe mehr oder minder gerade aus dem Sande hervor. Vielleicht vertreten diese beiden Typen verschiedene *Hieracium umbellatum*-Formen.

In dem starken Höhenwachstum der hoch eingesandeten Stengelteile sehen wir das Bestreben der Pflanze ungünstigen Beleuchtungsverhältnissen im Sande zu entgehen (S. 122).

### C. Die Moose.

Auch die auf unseren Dünen gewöhnlichen Moose, *Racomitrium canescens*, *Polytrichum piliferum*, *P. juniperinum* und *Ceratodon purpureus*, besitzen die



Fähigkeit mit dem Sand Schritt zu halten, wenn dieser nicht allzu schnell steigt.

Charakteristisch für einige Moose, wie *Racomitrium canescens*, im Dünen-sand ist eine oft starke Verzweigung, die gerade durch die Einsandung befördert wird (GRAEBNER 1895, S. 506). Auch eine andere Erscheinung, auf die von RESVOLL (1906, S. 229) und LEACH (1934, S. 100—102) hingewiesen ist, nämlich dass gewisse Moose in Etagen wachsen, erklärt sich als Folge der Einsandung. Solche Etagen habe ich bei *Racomitrium canescens* und den obengenannten *Polytrichum*-Arten beobachtet.

Auf der supramarinen Düne bei Syndalen fand ich dichte Matten von *Racomitrium* im offenen Flugsande (Abb. 18). Die Matten, welche Flugsand eingefangen hatten, besaßen die Form unregelmässig gebauter Schilde. Der grösste von ihnen hatte eine Länge von  $3\frac{1}{2}$  m und eine Breite von 1 m; die Längsachse war beinahe senkrecht gegen den herrschenden Wind orientiert. Die Höhe des Moores war 6 cm, davon  $\frac{1}{2}$  cm über der Sandoberfläche; in grösserer Tiefe waren die Stengel vermodert. Es verdient erwähnt zu werden, dass die Moosmatte zwischen 1923 und 1928 an Länge 25 cm und an Breite 8 cm gewachsen war.

Auf der Windböschung der Högsand-Düne sah ich eine von *Polytrichum juniperinum* gebaute Terrasse, die den *Festuca ovina*-Terrassen auf der Kalajoki-Düne ähnelte. Die Länge der Terrasse war ca. 2 m; die Längsachse verlief parallel zur Längsrichtung der Düne. Die horizontale Oberfläche war mit Flugsand bedeckt, unter welchem sich eine dichte Schicht vertrockneten Moores fand. Auf der vertikalen, gegen den Wind gerichteten,  $\frac{1}{2}$  m hohen Seite der Terrasse stand das Moos dicht und fest. Diese »Düne«, die durchgehends feucht war, verdankte vielleicht Rinnsalen, die durch den Sand der Dünenböschung fliessen, ihre Entstehung.

In diesem Zusammenhang verdienen auch die eigentümlichen Mooskuppeln im Dünengebiet von Kalajoki, bei deren Bildung Sand die Hauptrolle spielt, genannt zu werden (Abb. 20). Ca. 20—30 m hinter der Wanderdüne ragten ungef. 50 niedrige verwitterte Kiefernstümpfe aus dem Sand hervor. Beinahe jeder Stumpf war mit einer *Polytrichum juniperinum*-Haube überzogen. Wahrscheinlich hatte die Entwicklung des Moores in dem Flugsand, der in Ritzen der Rinde, in Risse des verwitterten Holzes, in Ameisengänge im Holz usw. eingedrungen war, stattgefunden. Einige Stümpfe waren ganz mit Moos überzogen, andere nur auf der Leeseite; es schien, als ob sich das Ausbreitungszentrum des Moores gerade auf der gegen den Wind geschützten Leeseite der Stümpfe befände. In einigen Fällen hatte sich das Moos von den Stümpfen aus in dem umgebenden Flugsand ausgebreitet.

Die im Flugsand wachsenden *Polytrichum*-Arten bilden Etagen. So habe ich bei *P. piliferum* bis zu 4 festgestellt; der Abstand zwischen ihnen war

1—4 mm. LEACH (1931, S. 100—102) hat Laboratoriumversuche u. a. mit *Polytrichum piliferum* angestellt. Er bedeckte das Moos 3 Monate lang mit einer Flugsandschicht von 2,5 cm Dicke. Unter diesen veränderten Lebensbedingungen wurden die *Polytrichum*-Stengel gewunden und verzweigt und das Moos erzeugte zahlreiche Rhizoide, und zwar eigentümlicherweise auch zwischen den Blättern. Ähnliche Versuche wurden schon von GRAEBNER (1895, S. 506) gemacht, der das Moos einige Wochen lang mit einer Sandschicht von einigen Millimetern Dicke bedeckte; eine Verzweigung des Stengels wurde von ihm hierbei nicht wahrgenommen. Auch ich habe bei den *Polytrichum piliferum*-Stengeln der Flugsandfelder weder Verzweigung noch Ausbildung von Rhizoiden zwischen den Blättern beobachtet; wahrscheinlich treten diese Phänomene selten in der Natur auf. Gewöhnlich fängt die Rhizoidzone  $\frac{1}{2}$ —1 cm unterhalb des untersten Blattkranzes an. Auch WARMING (1909, S. 237) erwähnt eine »nackte« Zone zwischen dem blatttragenden und dem rhizoidführenden Teil des Stengels.

## Kap. II. Die Abhängigkeit der Pflanzen von der Feinheit des Sandes.

In seiner Einteilung der verschiedenen Sandarten unterscheidet ATTERBERG (1903) u. a. zwei, die in diesem Zusammenhang von Bedeutung sind, nämlich »Sand« von der Korngrösse 0,5—0,2 mm und Feinsand (»Mo«) von der Korngrösse 0,2—0,1 mm. Die Grenze 0,2 ist von grosser Bedeutung, da sie auch die Grenze zwischen dem wasserdurchlässigen größeren Sand und dem undurchlässigen Feinsand darstellt (S. 211—212). Nach GRAEBNER (1910, S. 185) beeinflusst die Grösse (und Form) der Sandkörner auch die Durchlüftung, da Sand mit größeren und gleichförmigen Körnern leichter als der feinkörnigere Sand durchlüftet wird. Auch ist nach demselben Forscher (l. c., S. 196) die Wärmeaufnahme und die Wärmeausstrahlung um so geringer, je feinkörniger der Sand ist. Nach ALBERT (1925, S. 131—133) weist der Wald eine um so höhere Bonitätsklasse auf, eine je grössere Prozentzahl Sand unter dem kritischen Grenzwert ATTERBERGS die Walddünen, die er in bezug auf Bonität untersuchte, besitzen.

Die oben erwähnten Faktoren geben eine Erklärung für das Auftreten einiger Dünenpflanzen in Finnland, die eigentlich auf ganz anderen Standorten zu Hause sind. Dahin gehört *Equisetum arvense*, das ich auf den Randdünen von Ytterö und Tauvo angetroffen habe. In der ersten Düne haben 36 % des Sandes eine Korngrösse von 0,2—0,02 mm, während die zweite Düne 93 % von dieser Sandart besitzt; die Mittelgrösse der Sandkörner der von mir untersuchten Dünengebiete betrug 0,6—0,2 mm. Wie früher erwähnt wurde,

hat sich die Tauvo-Düne am Rand eines mit Birken und Erlen bestandenen Bruchmoores, nach dem die Leeseite steil abfällt, gebildet. Der Schachtelhalm breitete sich an der Leeböschung dieser Düne hinauf bis zu dem 3—5 m hohen Kamm derselben aus, von wo aus er stellenweise über die Windseite das Flugsandfeld vor der Düne erreicht hat. Es ist möglich, dass die *Equisetum*-Art, deren Rhizome ähnlich wie die von *Carex arenaria* horizontale Etagen bilden, mit dem Grundwasser in der Düne in Verbindung steht. Aber auf dem Kamm der ca. 20 m hohen Düne auf Ytterö, wo die Pflanze wächst, kann eine solche Verbindung nicht vorhanden sein. Die zentrale Partie dieser Düne, die mit *Equisetum arvense* bewachsen ist, hat sich ähnlich wie die Düne von Tauvo am Rande eines Moores gebildet. Die Pflanze ist an der Leeböschung aufwärts gewandert, und zwar auf den ca. 1 m breiten Flugsandsträngen, die sich vom Kamm über die Bodenvegetation der Leeseite hinabziehen. Der Schachtelhalm, der den Kamm erreicht und sich auch über einen Teil der Windseite ausgebreitet hatte, wies ungewöhnlich hohe Stengel auf.

Auf der Randdüne von Kuokkala, deren Sand bis zu 73 % der Grössenklasse 0,2—0,02 mm angehört, wuchsen u. a. zwei *Salix acutifolia*-Sträucher im offenen Sande auf der halben Höhe der Windböschung. Diese Weidenart, die in unseren Dünengebieten auf feuchter Unterlage gefunden wird, kommt wahrscheinlich infolge der Feinheit des Sandes in dieser Düne vor.

Dass sich viele Bäume in unseren Wanderdünen, wo sie bis zu einer Tiefe von mehreren Metern versandet sein können, zu behaupten vermögen, hängt mit dem Vorkommen feiner Sandkörner unter 0,2 mm Korngrösse zusammen.

In einigen Fällen ist der Dünensand augenscheinlich allzu fein für die Bäume. Je geringer nämlich die Korngrösse ist, desto grössere Mengen Wasser behält er, so dass die Durchlüftung, Wärmebildung usw. hier weniger intensiv als in gröberem Sand ist. Vielleicht liegt in diesem Umstand die Ursache, dass so viele Bäume auf der Düne von Tauvo abgestorben sind, obschon weder das Alter noch die Höhe der Düne bedeutend ist. Die 3—5 m hohe Düne, niedrig im Vergleich zu der 12—15 m hohen Düne von Vattaja und der 20 m hohen Düne von Ytterö, wies im Untersuchungsjahr mehrere abgestorbene Grauerlen sowie einige Weissbirken und Kiefern auf, die blatt- bzw. nadellos in der Düne standen.

Auf demselben Flugsandfeld können die Dünen verschiedene Korngrösse des Sandes aufweisen. So ist der Sand der *Festuca polesica*-Dünen bedeutend feinkörniger als derjenige der *Elymus*-Dünen desselben Flugsandfeldes. Die Ursache ist rein mechanisch: die groben und licht stehenden Halme der Horste des Strandroggens besitzen nämlich geringere Voraussetzungen die feineren Körner des treibenden Flugsandes einzufangen als die bedeutend dichteren, aus dünnen Halmen zusammengesetzten Rasen des Dünenschwings.

### Kap. III. Die Korrosionswirksamkeit des Sandes.

Eine Erscheinung, die man in Dünengebieten und an diese angrenzenden Stellen beobachten kann, ist die Beschädigung, die der treibende Sand an den Pflanzen ausübt; es handelt sich um eine Korrosion der Pflanzen. Diese Sandkorrosion wird von vielen Forschern erwähnt. Welche Wirkungen starke und anhaltende Winde haben können, zeigen u. a. die Beobachtungen ISSATSCHENKOS (1931) auf Novaja Semlja. Hier hatten die von dem herrschenden E-Wind mitgeführten Schneekristalle während des Winters bzw. die Sandkörner während der kurzen schneelosen Zeit die Windseite der Kreuze auf dem Begräbnisplatz der Insel vollkommen erodiert.

Beschädigung der Pflanzen durch Sandgebläse ist in der Dünenliteratur häufig erwähnt worden. In diesem Zusammenhang sei nur auf die Beobachtungen JESWIETS (1913, S. 337) auf den holländischen Blumenfeldern, die im Bereich des Flugsandes gelegen waren, hingewiesen, wo die Blätter verschiedener Zwiebelgewächse durch Sandschliff stark beschädigt waren. JENTSCH (1900, S. 93) hebt hervor, dass besonders Holzpflanzen unter der Sandkorrosion leiden und zwar in höherem Grade als unter den Stürmen an sich.

In den von mir untersuchten Dünengebieten war nur die Borke der Bäume vom Windschliff geschädigt, so z. B. an Kiefern beim Dorf Tvärminne, an Traubenkirschbäumen auf den Dünen Tuomipakat u. a. Sehr charakteristisch waren die Spuren des Sandgebläses auf der Grauerlendüne von Vattaja. Diese niedrige Düne, die mit jungem, 6—8 m hohem Erlenwald bewachsen ist, befindet sich auf der Landseite des Flugsandfeldes. Die Bäume des Waldrandes machten von der Meeresseite aus gesehen einen eigentümlichen Eindruck: sie waren bis zu 1 m Höhe braun, oberhalb dieser Grenze waren sie dagegen von normaler grauer Farbe. Der braune Farbton, der nur auf der Windseite der Bäume zu finden war, ist dadurch entstanden, dass die äusserste graue Korkschicht wegerodiert war. Mit der Korkschicht waren auch die auf dieser wachsenden Flechten verschwunden; oberhalb der Schliffzone waren die Stämme auf der Windseite normal mit verschiedenen Flechten bewachsen.

### Kap. IV. Der Kampf zwischen den Dünenpflanzen.

Im Verlaufe der Sukzession auf den Flugsandfeldern und den Dünen spielt sich zwischen den Pflanzen ein mehr oder minder intensiver Kampf ab, über dessen Ausgang die physikalischen Veränderungen, denen der Boden des Standortes unterworfen ist, entscheiden. Bei der Einsandung der litoralen Tangwälle verändert sich z. B. die Beschaffenheit des Bodens so grundlegend,



dass die hier auftretenden Psammophyten mit Leichtigkeit die Tangpflanzen zurückdrängen. Auch beim Übergang der weissen Dünen in graue bewirken die durchgreifenden physikalischen Veränderungen im Dünensand, dass der Wettbewerb zwischen den auf dem Standort sekundär auftretenden Moosen und Flechten einerseits und den primär vorhandenen Psammophyten anderseits mit der Verdrängung der weniger begünstigten, in diesem Falle der Dünengräser, endet.

Ein besonders deutliches Beispiel dafür, wie die obenerwähnten Vorgänge die Zusammensetzung der Vegetation verändern können, bietet ein Fall aus dem Dünengebiet von Lappvik. Am Fuss der Högsand-Düne kommt eine Anzahl kleiner *Ammophila arenaria*-Bestände vor (S. 47), die sich in kräftigem Wachstum und in verhältnismässig schneller Ausbreitung befinden. Einer der Bestände wuchs in einer weissen Düne, die von unterirdischen, die Böschung der Högsand-Düne hinabfliessenden Rinnsalen durchzogen war. Der Bestand war im Jahre 1923 aus *Ammophila* VI—VII, *Carex arenaria* 5 und *Equisetum arvense* 7—8 zusammengesetzt. Fünf Jahre später wuchs in der Düne *Ammophila* VI—VII, *Calamagrostis epigejos* 7, *Elymus* VII und *Equisetum arvense* 8. *Ammophila* war fertil, seine Höhe betrug 60—70 cm, also beträchtlich niedriger als in den benachbarten Dünen, wo die Mittelhöhe des Grases 85 cm war. Es wies schon bei meinem ersten Besuche kümmernde und welke Sprosse auf; einige Horste waren ganz verwelkt. In den 5 Jahren, die zwischen den beiden Besuchen lagen, war *Carex arenaria* aus der Düne verschwunden und die Stellung von *Ammophila* verschlechtert. Augenscheinlich ist das Verschwinden der Sandsegge und die Zurückdrängung des Grases durch die abweichenden physikalischen Verhältnisse bedingt, vor allem durch die Bewässerung, welche vielleicht schon an sich ungünstig auf die allgemeine Lage der beiden Pflanzen einwirken kann. Dagegen befördert die reichliche Bewässerung das Wachstum und die Verbreitung der übrigen Pflanzen, besonders von *Equisetum*, und zwar auf Kosten von *Carex* und *Ammophila*. Für den Schachtelhalm sind die Verhältnisse in der Düne günstig; die Pflanze war gerade aufwärts gewachsen und hatte eine Höhe von 70 cm erreicht, wozu auch der Wettbewerb zwischen Kraut und Gräsern beigetragen hatte.

In einem früheren Zusammenhang (S. 51) wurde erwähnt, dass auch biotische Faktoren auf den Verlauf der Sukzession einwirken. Im folgenden soll ein Fall besprochen werden, der vielleicht mit grösserer Deutlichkeit das Erwähnte beleuchtet. Eine Partie des Supralitorals auf dem Flugsandfeld von Marjaniemi wies eine Anzahl 3—4 m hoher weisser Dünen mit *Elymus* VI, *Festuca rubra* v. *arenaria* 6—7 und *F. ovina* VII—VIII auf. Einige der Dünen besaßen die für *Elymus*-Dünen charakteristische Rückenform, andere waren wie die *Festuca ovina*-Dünen plateau-ähnlich; zwischen diesen Haupttypen gab es auch Übergangsformen.

Der auf den Dünen wachsende recht lichte Strandroggen war zur Zeit der Untersuchung ganz abgeweidet und an manchen Stellen sah man vertrocknete Horste des Grases. Da das Flugsandfeld mindestens während der letzten Jahre beweidet und gerade der Strandroggen dadurch betroffen ist, liegt der Gedanke nahe, dass das Gras auf dem Flugsandfeld früher eine erheblich grössere Rolle gespielt und dass es auch die fraglichen Dünen gebaut hat; allmählich ist es durch die Beweidung geschwächt, stellenweise sogar ganz vernichtet worden, und an seine Stelle sind die beiden *Festuca*-Arten getreten. Darauf deutet schon die Höhe der Dünen, aber auch ihre Form hin; wahrscheinlich war diese von dem für *Elymus*-Dünen charakteristischen rückenähnlichen Typ, der jedoch nach dem Eindringen von *Festuca ovina* in die Düne in den plateauähnlichen Typ übergegangen ist. Als weiterer Beleg für diese Annahme sei erwähnt, dass beim Graben unter den grossen und kompakten, aus ca. 4 Etagen bestehenden *Festuca ovina*-Rasen, tote, früher abgeweidete, übersandete Horste von *Elymus* gefunden wurden.

#### IV. Zusammenfassung.

Der Verfasser hat die Haupt-Dünengebiete Finnlands, am Ladoga-See, am Finnischen und Bottnischen Meerbusen untersucht (Karte S. 9). Die Untersuchung betrifft die Sukzession der Flugsandvegetation. Die wichtigsten Ergebnisse gehen aus der folgenden Zusammenfassung hervor:

##### A. Physik der Dünen.

1. Die Flugsandfelder Finnlands sind klein und die Dünen niedrig; die höchste Küstendüne des Landes, die Wanderdüne auf Ytterö, ist ca. 20 m hoch.

2. Bei der Entstehung unserer Dünengebiete spielt u. a. der oft bedeutende Unterschied zwischen Hoch- und Niedrigwasser, die säkulare Landhebung und die Wirksamkeit des Eises eine Rolle (S. 12—14).

3. Der Flugsand Finnlands hat glazigenen Ursprung. Er besteht hauptsächlich aus den Bestandteilen des Granites und Gneises: Quarz (75—85 %), Feldspat, Glimmer usw. Die CaO-Menge ist gering (etwas über 1 %) (S. 15).

4. Die Mittelgrösse der Sandkörner ist 0,2—0,6 mm (s. Tabelle S. 18—19). Den feinsten Sand (0,06—0,2 mm) besitzt das Dünengebiet von Tauvo.

5. Das kleine Areal unserer Flugsandfelder bedingt, dass ihre Dünen unter Mitwirkung von Pflanzen — *Elymus arenarius*, *Festuca polesica*, *F. rubra* v. *arenaria*, *F. ovina*, *Honckenya peploides*, *Salix repens*, *S. acutifolia* u. a. — entstanden zu sein scheinen (S. 23, 24).

*B. Sukzession der Vegetation.*

6. An viele Flugsandfelder, besonders am Bottnischen Meerbusen, schliessen sich Sandmarschen an, deren Sand anfangs von den Meereswellen bei Sturm und Hochwasser, später vom Winde verfrachtet wurde. Die Vegetation, die aus verschiedenen Pflanzen zusammengesetzt ist, geht bei steigender Sandzufuhr allmählich in ein *Festucetum rubrae* über, und vermischt sich bei zunehmender Sandzufuhr mit Dünenpflanzen und geht schliesslich in Dünenvegetation über. Die Anzahl der Pflanzenarten der Marschländer beträgt 36, davon 33 Phanerogamen (s. Pflanzenliste S. 32). Das biologische Spektrum: N 9.1, Ch 3.0, H 51.5, G 21.2, Th 15.2 (S. 33).

7. Die reichste Vegetation der Salinen und Suprasalinen unserer Flugsandfelder ist auf *Fucus*-Bänken am Meeresstrande zu finden; die Anzahl der Tangpflanzenarten der Saline beträgt 30, die der Suprasaline 46; sie bestehen ausschliesslich aus Phanerogamen (s. Artenlisten S. 34, 41). Das biologische Spektrum der salinen Tangvegetation: HH 3.3, H 30.0, G 13.3, Th 53.4 (S. 35), dasjenige der suprasalinen Tangvegetation: Ch 2.2, H 45.7, G 19.5, Th 32.6 (S. 42).

8. Die embryonalen Dünen, von Uferpflanzen — *Agrostis stolonifera*, *Agropyron repens*, *Honckenya peploides* u. a. — aufgebaut, finden sich in der Regel auf der Suprasaline. Allmählich werden sie von Dünenpflanzen erobert. In vielen Fällen bilden sie die Unterlage, auf der Dünenpflanzen weisse Dünen aufbauen (S. 41).

9. Die wichtigste Dünenpflanze der weissen Dünen Finnlands ist *Elymus arenarius*. In Süd-Finnland erbauen auch *Festuca polesica* und *F. rubra* v. *arenaria*, auf den nördlichen Küsten des Bottnischen Meerbusens *F. ovina* Dünen. In den jungen weissen Dünen beträgt die Artenanzahl der Phanerogamen 22, der Kryptogamen 2, in alten weissen Dünen 38 bzw. 2. (s. Artenliste S. 71). Das biologische Spektrum der Vegetation junger Dünen: H 59.1, G 36.4, Th 4.5 (S. 72), dasjenige der Vegetation alter Dünen: Ch 13.2, H 65.8, G 21.0 (S. 73).

10. Unsere weissen Dünen gehen in graue Dünen über. Hierzu trägt vor allem das Aufhören der Sandzufuhr infolge neuer Dünenbildung vor den alten Dünen bei; auf den Küsten entstehen infolge der säkularen Landhebung diese Dünen recht schnell. Durch die zunehmende Dichtigkeit der Pflanzendecke wird der Sand fester und er erfährt entscheidende Veränderungen, die sich in verminderter Wärmestrahlung und Verdunstung äussern. Auch die Durchlüftung wird geringer und zwar infolge Einmischung von Humus im Sande. Diese hat eine Zunahme der pH-Ionen im Dünensande zur Folge, wozu auch die Auslaugung der Karbonate beiträgt. Infolge dieser Umstände werden allmählich die Pflanzen der weissen Dünen von den Pflanzen der grauen Dünen verdrängt. S. 73—75.

11. Die grauen Dünen treten an den Küsten Finnlands als Moos- bzw. Flechtendünen auf. In der Regel entwickeln sich bei uns die weissen Dünen zu Moosdünen, die ihrerseits in Flechtendünen übergehen. Das wichtigste Moos der grauen Dünen ist *Rhacomitrium canescens*, die wichtigste Flechte *Stereocaulon paschale*. Die Anzahl der Kryptogamenarten der grauen Dünen beträgt 20, die der Phanerogamen 36 (s. Artenliste S. 86). Das biologische Spektrum: M 2.8, N 11.1, Ch 11.1, H 63.9, G 11.1 (S. 88).

12. In den grauen Dünen erscheinen nach und nach Kiefern und die Dünen gehen so allmählich in Walddünen über (S. 85).

13. Die von mir untersuchten Strauchdünen besitzen denselben Charakter wie die weissen Dünen: sie sind von gewissen Sträuchern und Zwergsträuchern, um welche herum der Sand sekundär sich ansammelt, aufgebaut. In den Dünen können Kiefern aufwachsen. Die Anzahl der Kryptogamenarten beträgt 14, die der Phanerogamen 37 (s. Artenliste S. 90). Das biologische Spektrum der ganzen Vegetation: M 18.9, N 8.1, Ch 13.5, H 43.8, G 13.5, Th 2.7, dasjenige der sekundären Vegetation: H 72.7, G 22.7, Th 4.6 (S. 100).

14. Die Depressionen in den Flugsandfeldern entstehen a) durch Wind-erosion, b) durch Abrasion der Meereswellen während starker Stürme bzw. Hochwasser, c) durch Dünenwanderungen, d) dadurch, dass Flussarme abgeschnürt werden (Lagunen) (S. 101--102).

15. In den Depressionen a, b und c mit feuchtem Boden findet man Uferpflanzen verschiedener Art; diese werden durch die Sandzufuhr, die den Boden austrocknet, ausgemerzt und durch die Pflanzen der umgebenden Flugsandfelder ersetzt. Die in den Depressionen wachsenden Holzpflanzen (*Betula*, *Alnus*, *Salix acutifolia*) bleiben in den Flugsandfeldern als Relikte zurück. Die Anzahl der Kryptogamenarten beträgt 12, die der Phanerogamen 44 (s. Artenliste S. 108). Das biologische Spektrum: M 4.6, N 11.4, Ch 6.8, H 47.7, G 18.2, HH 2.2, Th 9.1 (S. 110).

16. Deflationsflächen mit ursprünglich trockenem Boden (Moräne) werden oft von grossen Moosbeständen eingenommen, die aus *Rhacomitrium canescens*, *Polytrichum piliferum* und *P. juniperinum* zusammengesetzt sind. Die Moosmatten werden eingesandet und von Dünenpflanzen erobert (S. 106).

17. Die Artenzahl der Lagunenpflanzen beträgt 6 Moose und 86 Phanerogamen (s. Artenliste S. 110). Wie die Depressionen werden auch die Lagunen eingesandet — langsam, wenn die Vegetation des umgebenden Flugsandfeldes dicht ist, schnell, wenn diese Vegetation aus verschiedenen Ursachen zerstört wird — und gehen schliesslich in das umgebende Flugsandfeld über. Als Relikte bleiben, ausser Holzpflanzen, *Naumburgia thyrsiflora*, *Comarum palustre*, *Scutellaria galericulata* u. a. zurück. Das biologische Spektrum: N 5.8, Ch 2.8, H 46.5, G 15.1, HH 19.8, Th 10.5 (S. 113).



18. Eine ähnliche Entwicklung erfährt die Vegetation in und an trockenen Bachfurchen, welche die Flugsandfelder durchziehen. Die Vegetation besteht aus 36 phanerogamen Pflanzenarten (s. Artenliste S. 114). Das biologische Spektrum: Ch 2.8, H 47.2, G 16.7, Th 33.3 (S. 115).

C. Autökologie der Pflanzen.

19. In den unten stehenden Listen sind die Pflanzen der untersuchten Dünen aufgeführt. In den Kapiteln I—VII dieser Arbeit, welche die Sukzession behandeln, sind Beobachtungen über die Autökologie der wichtigsten Pflanzen besprochen worden. Diese Pflanzen sind in Gruppe A, die weniger wichtigen in Gruppe B zusammengestellt.

A. Die wichtigsten Dünenpflanzen:

<i>Biotora uliginosa</i>	<i>Stereocaul. paschale</i>	<i>Polytr. piliferum</i>
<i>Cladonia rangiferina</i>	<i>Cetraria islandica</i>	<i>Ceratodon purpureus</i>
<i>C. sylvatica</i>	<i>C. aculeata</i>	<i>Rhacom. canescens</i>
<i>C. alpestris</i>	<i>Polytr. juniperinum</i>	
<i>Agrostis stolonifera</i>	<i>Festuca ovina</i>	<i>Agropyron repens</i>
<i>A. st. v. maritima</i>	<i>F. polesica</i>	<i>A. r. v. glaucum</i>
<i>Calamagr. epigejos</i>	<i>F. rubra</i>	<i>Carex Goodenowii</i>
<i>Ammophila arenaria</i>	<i>F. r. v. arenaria</i>	<i>C. arenaria</i>
<i>Puccin. retroflexa</i>	<i>Elymus arenarius</i>	<i>Juncus balticus</i>
<i>Equisetum arvense</i>	<i>Honckenya peploides</i>	<i>Leont. autumnalis</i>
<i>Rumex acetosella</i>	<i>Viola canina</i>	<i>Hierac. umb. v. dunense</i>
<i>Salsola kali</i>	<i>Achillea millefolium</i>	
<i>Junip. communis</i>	<i>Alnus glutinosa</i>	<i>Arctostaph. uva ursi</i>
<i>Salix repens</i>	<i>A. incana</i>	<i>Ledum palustre</i>
<i>S. acutifolia</i>	<i>Empetrum nigrum</i>	

B. Die weniger wichtigen Dünenpflanzen:

<i>Peltigera canina</i>	<i>C. degenerans</i>	<i>Stereocaulon condensatum</i>
<i>Cladonia uncialis</i>	<i>C. verticillata</i>	<i>Ptilidium ciliare</i>
<i>C. squamosa</i>	<i>C. pyxidata</i>	<i>Hypnum cupressiforme</i>
<i>C. gracilis</i>	<i>C. fimbriata</i>	
<i>C. cornuta</i>	<i>C. Botrytes</i>	
<i>Agrostis tenuis</i>	<i>Desch. flexuosa</i>	<i>Agrop. repens v. vulgaris</i>
<i>A. capillaris</i>	<i>Poa annua</i>	<i>Luzula multiflora</i>
<i>Anthox. odoratum</i>	<i>P. pratensis</i>	
<i>Calamagr. neglecta</i>	<i>Zerna inermis</i>	

<i>Rumex crispus</i>	<i>P. argentea</i>	<i>Galium verum</i>
<i>Stell. graminea</i>	<i>Rubus idaeus</i>	<i>Tanacetum vulgare</i>
<i>S. longifolia</i>	<i>Vicia cracca</i>	<i>Artemisia campestris</i>
<i>Sagina nodosa</i>	<i>Lath. maritimus</i>	<i>Senecio viscosus</i>
<i>Silene maritima</i>	<i>Sedum acre</i>	<i>Hierac. umbellatum</i>
<i>Ranunculus repens</i>	<i>Chamaen. angustif.</i>	<i>Solidago virgaurea.</i>
<i>Potentilla anserina</i>	<i>Plantago maritima</i>	
<i>Pinus silvestris</i>	<i>Calluna vulgaris</i>	<i>Vaccinium uliginosum</i>
<i>Picea abies</i>	<i>Thymus serpyllum</i>	

20. Verschüttete Bäume halten lange im Dünensande aus, dank der Adventivwurzeln und der Reproduktionssprosse, die sie erzeugen können. In gewissen Fällen — bei *Pinus silvestris*, *Betula verrucosa* und *odorata*, *Alnus incana* und *glutinosa* — scheinen die Äste im Sande selbständig fortleben zu können (S. 119).

21. Die wagerechten Rhizome gewisser Pflanzen — *Juncus balticus*, *Carex arenaria*, *Honckenya peploides* u. a. — folgen den Fluktuationen der Sandoberfläche, indem das Wachstum bei Deflation positiv, bei Sandzufuhr dagegen negativ geotropisch geschieht (S. 121—122).

22. Die vertikalen Rhizome einiger Gräser und Kräuter, wie *Festuca ovina*, *F. polesica*, *Deschampsia flexuosa* und *Hieracium umbellatum* v. *dunense*, werden bei starker Sandzufuhr abnorm verlängert. Bei Rasengräsern geht der Zusammenhalt des Rasens verloren. *Festuca ovina* bildet hierbei eigentümliche Terrassen (S. 123). Auch Moose — *Polytrichum juniperinum*, *Rhacomitrium canescens* u. a. — reagieren auf charakteristischer Weise gegen Finsandung (S. 125—126).

23. Ungewöhnliche Feinheit des Dünensandes, was zur Folge hat, dass der Sand lange Feuchtigkeit behält, bewirkt, dass feuchtliebende Pflanzen — *Equisetum arvense*, *Salix acutifolia* — selbst auf hohen Dünen fortkommen können, obwohl sie keine Verbindung mit dem Grundwasser haben. Anderseits trägt sehr feinkörniger Sand dazu bei, dass verschüttete Bäume — *Alnus incana*, *Betula verrucosa*, *Pinus silvestris* — wegen der schlechten Durchlüftung schnell sterben. S. 127.

24. Die Korrosionswirksamkeit des Sandes greift auf den Dünen Finnlands gewöhnlich nur die Borke der Bäume an (S. 128).

## Literaturverzeichnis.

- ABROMEIT, J., 1900: Dünenflora, in GERHARDTS Handbuch des deutschen Dünenbaues. — Berlin.
- ALBERT, 1925: Der waldbauliche Wert der Dünenlande, sowie der Sandböden im allgemeinen. — Zeitschr. Forst- u. Jagdwesen **57**, 3.
- ALCENIUS, O., und NORDSTRÖM, Å., 1931: Finlands kärlväxter. 8. Aufl. — Helsingfors.
- ATLAS ÖVER FINLAND, 1910, 1925. — Sällskapet för Finlands Geografi. Helsingfors.
- ATTERBERG, A., 1903: Studier i jordanalysen. — Landtbr.-Akad. Handl. **42**. Stockholm.
- BASCHIN, O., 1903: Dünenstudien. — Zeitschr. Ges. Erdkunde. Berlin. **1903**.
- 1918: Ein geographisches Gestaltungsgesetz. — Petermanns Mitt. **64**.
- 1920: Das Gleitflächengesetz. — Ibid. **66**.
- BEHRMANN, W., 1924: Die ostfriesischen Inseln. — Annal. Hydr. u. marit. Meteorologie **49**.
- BENECKE, W., 1930: Zur Biologie der Strand- und Dünenflora, I. — Ber. D. Bot. Ges. **48**.
- BENECKE, W., und ARNOLD, A., 1931: Zur Biologie der Strand- und Dünenflora II. Ibid. **49**.
- BICKENBACH, K., 1932: Zur Anatomie und Physiologie einiger Strand- und Dünenpflanzen. — COHNS Beitr. Biol. Pflanz. **19**, 3.
- BORGSTRÖM, L. H., 1919: Kvarssand i Finland. — Geol. komm. geotekn. medd. **23**. Helsingfors.
- BRAUN, G., 1911: Einige Ergebnisse entwicklungsgeschichtlicher Studien an europäischen Flachlandsküsten und ihren Dünen. — Zeitschr. Ges. Erdkunde. Berlin. **1911**.
- BRAUN-BLANQUET, J., 1921: Prinzipien einer Systematik der Pflanzengesellschaften auf floristischer Grundlage. — Jahrb. St. Gall. Naturw. Ges. **57**, II.
- 1928: Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. — Biologische Studienbücher, herausg. von WALTER SCHOENICHEN. **7**. Berlin.
- BRENNER, W., 1921: Växtgeografiska studier i Barösunds skärgård. I. Allmän del och floran. — Acta Soc. F. Fl. Fenn. **49**.
- BROTHERUS, V. F., 1923: Die Laubmoose Fennoskandias. — Flora Fennica I. Helsingfors.
- BUCHENAU, F., 1889: Über die Vegetationsverhältnisse des »Helms« (Psamma arenaria Röm. et Schultes) und der verwandten Dünengräser. — Abh. Naturw. Ver. Bremen. **10**, 3.
- BÖRGESSEN, F., 1897—98: Beretning om et Par Ekursioner i Sydspanien. — Bot. Tidsskr. **21**. København.
- 1924: Contributions to the knowledge of the vegetation of the Canary islands. — Danske Vid. Selsk. Skr. Ser. 8. **6**, 3.

- CAJANDER, A. K., 1916: Metsänhoidon perusteet. I. Kasvibiologian ja kasvi-  
maantieteen pääpiirteet. — Porvoo.
- 1917: Metsänhoidon perusteet. II. Suomen dendrologian pääpiirteet.  
— Porvoo.
- CHRISTIANSEN, W., 1928: Die Vegetationsverhältnisse der Dünen auf Föhr.  
— Beibl. 139 zu ENGLERS Bot. Jahrb. 61.
- CHUDEAU, R., 1921: Les dunes de Gascogne. — La Géographie 35.
- COCKAYNE, L., 1928: The Vegetation of New Zealand. — ENGLER u. DRUDE,  
Die Vegetation der Erde. 14. 2. Aufl.
- CORNISH, V., 1897: On the formation of sand-dunes. — Geogr. Journ. 9.  
London.
- COWLES, H. C., 1899: The ecological relations of the vegetation on the sand  
dunes of lake Michigan. — Bot. Gaz. 27.
- 1901: The physiographic ecology of Chicago and vicinity; a study of  
the origin, development and classification of plant societies. — Ibid. 31.
- 1911: A fifteen-year study of advancing sand dunes. — Ref. in Journ.  
of Ecology 1.
- DACHNOWSKI, A., 1913: The peat deposits of Ohio: their origin, formation  
and uses. — Ref. ibid. 1.
- DARBISHIRE, O. V., 1924: Die Dünen der englischen Westküste gleich südlich  
von Southport. — Vegetationsbilder herausgeg. von KARSTEN und  
SCHENCK. 16.
- DAVIS, W. M., und BRAUN, G., 1915: Grundzüge der Physiogeographie. II.  
Morphologie. 2. Aufl. — Leipzig und Berlin.
- DU RIETZ, G. E., 1921: Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzen-  
soziologie. — Uppsala.
- EHRSTRÖM, F., 1911: Från en vandring längs sanddynerna å Finska vikens  
strand vid gränsfloden Systerbäcks (Rajajoki) mynning. — Finska  
Forstf. Medd. 28.
- EKLUND, O., 1921: Vegetationen å Vidskär och Jurmo. — Medd. Soc. F. Fl.  
Fenn. 47.
- 1924: Strandtyper i Skärgårdshavet. — Terra, Geogr. Sällsk. Finl.  
Tidskr. 36.
- 1928: Notizen über die Flora des nördlichen und westlichen Dagö  
(Hiiumaa) in Estland. — Memor. Soc. F. Fl. Fenn. 4.
- 1931 a: *Alliaria officinalis* Andr. und *Festuca polesica* Zapal., für  
Regio aboënsis neu. — Ibid. 7.
- 1931 b: Über die Ursachen der regionalen Verbreitung der Schärenflora  
Südwest-Finnlands. — Acta Bot. Fenn. 8.
- ENGLER, A., 1902: Forstliche Reiseskizzen aus den Dünen und Landes der  
Gascogne. — Schweiz. Zeitschr. Forstwesen 5, 6.
- ERICHSEN, C. F. E., 1928—1930: Die Flechten des Moränengebiets von Ost-  
schleswig. — Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg 70—72.
- ERIKSON, J., 1894: Om icke geotropiska och negativt geotropiska rötter hos  
sandväxter. — Botaniska Notiser 1894.
- 1896: Studier öfver sandfloran i östra Skåne. — Bihang Sv. Vet. Akad.  
Handl. 22. III, 3.
- EXNER, F. M., 1920: Zur Physik der Dünen. — Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien.  
Math.-nat. wiss. Kl. 129. II a.



- EXNER, F. M., 1921: Dünen und Mäander. — Geogr. Annal. 3. [Stockholm.  
— 1927: Über Dünen und Sandwellen. — Ibid. 9.  
— 1928: Dünenstudien auf der Kurischen Nehrung. — S.B. Akad. Wiss.  
Wien. Math.-nat. wiss. Kl. 137. II a.
- FOCKE, W. O., 1909: Die Vegetation der Dünen und des Strandes auf Wanger-  
oog. — Abh. Naturw. Ver. Bremen 19.  
— 1918: Die nordwestdeutsche Küstenflora. — Flora 111—112.
- FONTELL, C. V., 1926: Vegetationen som bindare av flygsanden på norra  
Europas kuster. — Terra, Geogr. Sällsk. Finl. Tidskr. 38.
- FULLER, G. D., 1911: Evaporation and plant succession. — Bot. Gaz. 52.  
— 1914: Evaporation and soil moisture in relation to the succession of  
plant associations. — Ibid. 58.
- FURRER, A., 1922: Begriff und System der Pflanzensukzession. — Viertel-  
jahrsschr. Naturf. Ges. Zürich 67.
- GALLÖE, O., 1908: Danske Likeners Økologi. — Bot. Tidsskr. 28. København.  
GERHARDT, P., 1900: Handbuch des deutschen Dünenbaues. — Berlin.
- GRADMANN, R., 1917: Die algerische Küste in ihrer Bedeutung für die Küsten-  
morphologie. — Petermanns Mitteil. 63.
- GRAEBNER, P., 1895: Studien über die norddeutsche Heide. — ENGLERS Bot.  
Jahrb. 20.  
— 1901: Die Heide Norddeutschlands. — ENGLER u. DRUDE, Die Vegeta-  
tion der Erde. 5.  
— 1910: Pflanzenleben auf den Dünen. — Im »Dünenbuch« von SOJGER  
etc. Stuttgart.
- HACKEL, E., 1881: Die verwandtschaftlichen Beziehungen und die geogra-  
phische Verbreitung der europäischen Festuca-Arten. — Bot. Centralbl. 8.
- HAGERUP, O., 1922: Om Empetrum nigrum L. — Bot. Tidsskr. 37. København.
- HARSHBERGER, J. W., 1911: Phytogeographic survey of North America. —  
ENGLER u. DRUDE, Vegetation der Erde. 13.
- HARTNACK, W., 1926: Die Küste Hinterpommerns unter besonderer Berück-  
sichtigung der Morphologie. — Beih. II zum Jahrb. Geogr. Ges. Greifs-  
wald 43—44.
- HARVEY, R. H., 1919: A coniferous sanddune in Cape Breton Island. — Bot.  
Gaz. 67.
- HELAAKOSKI, A. R., 1912: Havaintoja jäätymisilmiöiden geomorfologisista  
vaikutuksista. — Medd. Geogr. Fören. Finland 9.
- HESELMAN, H., 1909: Om flygsandsfalten på Fårön och skyddsskogslagen  
av den 14 juli 1903. — Medd. statens skogsforsöksanstalt. 1909.  
Stockholm.
- HILDÉN, I., 1922: Piirteitä kasvillisuudesta Runön lentohiekkakentillä. —  
Luonnon Ystävä 26. Helsinki.
- HOLMGREN, V., 1921: Bidrag till tångävjans ekologi. — Botaniska Notiser  
1921.
- HOLTEDAHL, O., 1924: Studier over Isrand-Terrassene syd for de store øst-  
landske Sjøer. — Vid. Selsk. Skr. 1. Mat.-naturv. Kl. 14. Kristiania.
- HÄVRÉN, E., 1909: Björneborgstraktens vegetation och kärlväxtflora. —  
Acta Soc. F. Fl. Fenn. 32.  
— 1914: Über die Landvegetation und Flora der Meeresfelsen von Tvär-  
minne. — Ibid. 39.

- HÖGBOM, I., 1923: Ancient Inland Dunes of Nothern and Middle Europa. — Geogr. Annal. 5. Stockholm.
- HÖRNER, N. G., 1926: Brattforsheden, ett värmändskt randdeltakomplex och dess dyner. — Sveriges geol. unders. Årsbok 20.
- ILVESSALO, L., 1926: Metsien säilyminen turvaaminen Karjalan kannaksen Suomenlahden rannikolla. (Ref.: Die Sicherung des Fortbestands der Wälder auf der Karelischen Landenge an der Küste des Finnischen Meerbusens.) — *Silva Fennica* 2. Helsinki.
- 1927: Suomenlahden ulkosaarten lentohietiköt ja niiden sitomismahdollisuudet. (Ref.: Die Dünen der Ausseninseln des Finnischen Meerbusens und ihre Bindungsmöglichkeiten.) — *Comm. Inst. Quest. Forest. Finl.* 12. Helsinki.
- ISSATSCHENKO, B., 1931: Über die Verwitterung vegetabilischer Objekte. — *Ber. D. Bot. Ges.* 49.
- ИВАНОВ, П. П. (Iwanoff, P.), 1923: Дюны Сестрорецка и зоологические материалы к экскурсиям на них. — Северное побережье Невской губы Сб. 1. St. Petersburg.
- JAAP, O., 1902: Zur Kryptogamenflora der nordfriesischen Insel Röm. — *Schr. Naturw. Ver. Schleswig-Holstein* 12.
- JENTSCH, A., 1900: Geologie der Dünen. — Im »Dünenbuch« von SOLGER etc. Stuttgart.
- JESWIET, J., 1913: Die Entwicklungsgeschichte der Flora der holländischen Dünen. — *Beih. Bot. Centralblatt* 30, 2.
- JÓNSSON, H., 1895: Studier over Öst-Islands Vegetation. — *Bot. Tidsskr.* 20. København.
- 1906: Vegetationen i Syd-Island. — *Ibid.* 27.
- JOUANNE, P., 1925: Essai de géographie botanique sur les forêts de l'Aisne. — *Bull. Soc. Bot. France* 72.
- JURASZEK, H., 1927: Pflanzensoziologische Studien über die Dünen bei Warschau. — *Bull. Int. L'Acad. Polonaise, Scienc. et Lettr. Sér. B.* 1927.
- KEILHACK, K., 1914: Die Verlandung der Swinepforte. — *Jahrb. Preuss. Geol. Landesanst.* 32, 2.
- 1918: Die grossen Dünengebiete Norddeutschlands. — *Zeitschr. Deutsch. Geol. Ges.* 69 B, 1—4.
- 1922: Borkum. — *Jahrb. Preuss. Geol. Landesanst.* 41, 2.
- KELLEY, A. P., 1927: Dune formation by Pine Barren plants. — *Bot. Gaz.* 83.
- KENOYER, L., 1928: Sanddune plants of Kalamazoo County, Michigan. — *Papers Mich. Acad. Sci. Arts and Lett.* 9.
- KLINGE, J., 1886: Die vegetativen und topographischen Verhältnisse der Nordküste der Kurischen Halbinsel. — *Sitzungsber. Naturf. Ges. Dorpat* 7.
- KNUTH, P., 1891: Grundzüge einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt in Schleswig-Holstein. — *Schr. Naturw. Ver. Schleswig-Holstein* 8.
- 1892: Die Pflanzenwelt der nordfriesischen Inseln. — *Ibid.* 9.
- KOLUMBE, E., 1925: Vegetationsverhältnisse der Inlanddünen Schleswig-Holsteins. — *Ber. D. Bot. Ges.* 43.
- KOOPMANS-FORSTMANN, D., und KOOPMANS, A. N., 1928: Beitrag zur Kenntnis der Verbreitung der Laubmoose in der niederländischen Provinz Friesland. — *Recueil travaux bot. néerlandais.* 25 A.

- KOTILAINEN, M. J., 1922: Havaintoja dyynikasvillisuudesta eräällä Laatokan hietarannalla. — Luonnon Ystävä **26**. Helsinki.
- KROGERUS, R., 1925: Studien über Lebensweise und Entwicklung einiger Bledius-Arten. — Acta Soc. F. Fl. Fenn. **56**.
- 1932: Über die Ökologie und Verbreitung der Arthropoden der Trieb- sandgebiete an den Küsten Finnlands. — Acta Zool. Fenn. **12**.
- KROGERUS, R., och LEMBERG, B., 1927: Berättelse över en sommaren 1926 företagen resa till utöarna i Finska viken samt till Bottniska vikens kuster. — Mem. Soc. F. Fl. Fenn. **3**.
- KÜHNHOLTZ-LORDAT, G., 1923: Les Dunes du Golfe du Lion. — Paris.
- 1926: Un cas de zonation dans les sables maritimes. — Extrait de la «Feuille des Naturalistes». **1926**.
- KUJALA, V., 1926: Untersuchungen über die Waldvegetation in Süd- und Mittelfinnland. A. Gefässpflanzen. — Comm. Inst. Quest. Forest. Finl. **10**. Helsinki.
- KUPFFER, K. R., 1924: Stereonema chthonoblastes, eine lebende Urflechte. — Korrespbl. Naturf. Ver. Riga **58**.
- 1925: Grundzüge der Pflanzengeographie des Ostbaltischen Gebietes. — Abh. des Herder-Institut. zu Riga **1**.
- 1927: Floristische Notizen über ostbaltische Gefässpflanzen. — Korrespbl. Naturf. Ver. Riga **59**.
- LAULAJAINEN, A., 1914: Lentohiekkasärkkämuodostuksista Laatokan rannikolla Venäjän rajan ja Käkisalmen välillä. — Terra, Geogr. För. Finl. Tidskr. **26**.
- LEACH, W., 1931: On the importance of some mosses as pioneers on unstable soils. — Journ. of Ecology **19**.
- LEEGE, O., 1913 a: Der Memmert. Eine entstehende Insel und ihre Besiedelung durch Pflanzenwuchs. — Abh. Naturw. Ver. Bremen **21**.
- 1913 b: Weitere Nachträge zur Flora der Ostfriesischen Inseln. — Ibid. **21**.
- LEHMANN, F. W. P., 1918 a: Dünenmetamorphosen an der Ostseeküste. — Petermanns Mitteil. **64**.
- 1918 b: Ein Binnendünenproblem. — Ibid. **64**.
- 1918 c: Anmerkungen zur Dünenmorphologie. — Ibid. **64**.
- 1929: Referat von Exner, F. M., Dünenstudien auf der Kurischen Nehrung. — Ibid. **75**.
- LEIVISKÄ, I., 1905 a: Über die Küstenbildungen des Bottnischen Meerbusens zwischen Tornio und Kokkola. — Fennia **23**. N:o 1. Helsingfors.
- 1905 b: Über die Entstehung der Dünengebiete an der Küste des Bottnischen Meerbusens. — Ibid. **23**. N:o 2.
- 1909: Über die Vegetation an der Küste des Bottnischen Meerbusens zwischen Tornio und Kokkola. Ibid. **27**. N:o 1.
- LEMBERG, B., 1927: Dynlandskap på Karelska näsets kuster. — Finlandia, Årsb. utg. av turistbyr. Finlandia. Helsingfors.
- 1928: Studier över sandsträndernas vegetation på kuststräckan Lappvik—Henriksberg. — Mem. Soc. F. Fl. Fenn. **4**.
- LINDAU, G., 1913: Die Flechten. — Berlin.
- LINDMAN, C. A. M., 1926: Svensk fanerogamflora. 2. Aufl. — Stockholm.
- LINDQVIST, H., 1919: Utbredningen inom europeiska Ryssland av Carex arenaria etc. — Svensk Bot. Tidskr. **13**.

- LINKOLA, K., 1916, 1921: Studien über den Einfluss der Kultur auf die Flora in den Gegenden nördlich vom Ladogasee. I—II. — *Acta Soc. F. Fl. Fenn.* 45. N:o 1 u. 2.
- LIPPMAA, T., 1932: Beiträge zur Kenntnis der Flora und Vegetation Südwest-Estlands. — *Acta Instit. et Horti Bot. Univ. Tartuensis.* 2.
- LUNDEGÅRDH, H., 1927: Die ökologische Station der Hallands Väderö 1917—1927. — *Flora*, N. F. 21.
- MC LEAN, R. C., 1915: The ecology of the maritime lichens at Blakeney Point, Norfolk. — *Journ. of Ecology* 3.
- MC NICOLL, I. S., 1929: Notes on strand plants. III. *Salsola Kali* L. — *Transact. and Proc. Bot. Soc. Edinburgh.* 30, II.
- MC WHORTER, F. P., 1921: Destruction of mosses by lichens. — *Bot. Gaz.* 72.
- MAGNUSSON, A. H., 1929: Flora över Skandinavians busk- och bladlavar. — Stockholm.
- MALTA, N., 1930: Übersicht der Moosflora des Ostbaltischen Gebiets. II. — *Acta Horti Bot. Univ. Latviensis* 4.
- MARSH, A. S., 1915: The maritime ecology of Holme Next the Sea, Norfolk. — *Journ. of Ecology* 3.
- MASSART, J., 1908: Essai de géographie botanique des districts littoraux et alluviaux de la Belgique. — *Recueil l'Institut. bot. Leo Errera* 7.
- 1910: Esquisse de la géographie botanique de la Belgique. — *Ibid.* Supplémentaire 7 bis.
- MENZ, A., 1900 a: Botaniske Iakttagelser fra Ringkøbing Fjord. In: *Studier over Ringkøbing Fjord*, herausgeg. von RAMBUSCH. København.
- 1900 b: Studier over Likenvegetationen paa Heder og beslaegtede Planterfund i Jylland. — *Bot. Tidsskr.* 23. København.
- 1909: Studier over danske Hedeplanters Ökologi. — *Ibid.* 29.
- MOORE, E. J., 1931: The ecology of the Ayreland of Bride, Isle of Man. — *Journ. of Ecology* 19.
- MORTENSEN, M. L., 1905: Klitterne i det nordlige Vendsyssel. — *Bot. Tidsskr.* 26. København.
- MÖRNER, C. T., 1928: Strandråg (*Elymus arenarius* L.) vid småländskt glasbruk. — *Botaniska notiser* 1928.
- NILSSON, A., 1905: Anteckningar om svenska flygsandfält. — *Geol. För. Förh.* 27. Stockholm.
- NITZSCHKE, H., 1922: Die Halophyten im Marschgebiete der Jade. — *Vegetationsbilder* herausgeg. von KARSTEN und SCHENCK. 14.
- OLIVER, F. W., 1913: Some remarks on Blakeney Point, Norfolk. — *Journ. of Ecology* 1.
- OLSEN, C., 1925: Studier over Jordbundens Brintionkoncentration og dens Betydning for Vegetationen, særlig for Plantefordelingen i Naturen. — *Medd. Carlsberg Laboratorium.* 15. København.
- OLSONI, B., 1927: Växtvärlden på Tytärsaari och Säyvi. — *Mem. Soc. F. Fl. Fenn.* 2.
- ORR, M. Y., 1912: »Kenfig Burrows». — *Ref. in Journ. of Ecology* 1.
- OSTENFELD, C. H., 1908: Plantervaekten paa Faeroerne. — *Bot. Tidsskr.* 28. København.
- PALMGREN, A., 1912: *Hippophaë rhamnoides* auf Åland. — *Acta Soc. F. Fl. Fenn.* 36.



- PALMGREN, A., 1915—17: Studier över lövängsområdena på Åland. I—III. — Ibid. 42.
- PARTSCH, J., 1917: Dünenbeobachtungen im Altertum. — Ber. Verh. Sächsischen Ges. Wiss. Leipzig. Phil. Hist. Kl. 69.
- PAULAHARJU, S., 1914: Kuvauksia Hailuodosta. — Helsinki.
- PEACE, T. R., 1928: Further changes in the salt marsh and sand dunes of Holme-Next-The-Sea. — Journ. of Ecology 16.
- PEGG, E. J., 1913: A ecological study of some New-Zealand sand-duneplants. — Ref. Ibid. 4.
- PETERSEN, O. G., 1908: Forstbotanik. — København.
- POOL, R. J., 1914: A study of the vegetation of the sandhills of Nebraska. — Ref. in Journ. of Ecology 4.
- POULSEN, O., 1897—98: Om Vegetationen paa Anholt. — Bot. Tidsskr. 21. København.
- PRATT, A., 1929: Notes on strand plants. — IV. *Arenaria peploides* L. Transact. and Proc. Bot. Soc. Edinburgh. 30, II.
- PREUSS, H., 1912: Die Vegetationsverhältnisse der deutschen Ostseeküste. — Schr. Naturf. Ver. Danzig. N. F. 13.
- RAUNKIAER, C., 1895—1899: De danske Blomsterplanters Naturhistorie. — København.
- 1905: Types biologiques pour la géographie botanique. — Acad. Sci. et lettr. Danemark. 1905, N:o 5.
- 1906: Dansk Ekskursions-Flora. — 2 Aufl. København.
- 1914: Formationsstatistiske Undersøgelser paa Skagens Odde. — Bot. Tidsskr. 33. København.
- 1927: Om danske Agropyron-Arter. — Ibid. 39.
- 1930: *Festuca rubra* paa Fanø. — Ibid. 41.
- 1932: Lidt om *Leontodon autumnalis*. — Ibid. 42.
- REINKE, J., 1903: Botanisch-geologische Streifzüge an den Küsten des Herzogtums Schleswig. — Wiss. Meeresunters. N. F. 3.
- 1909: Die Ostfriesischen Inseln. — Ibid. 10.
- 1912, 1915, 1916: Studien über die Dünen unserer Ostseeküste. — Ibid. 14, 17, 18.
- REGEL, C., 1928: Zur Klassifikation der Associationen der Sandböden. — ENGLERS Bot. Jahrb. 61.
- RESVOLL, T., 1906: Pflanzenbiologische Beobachtungen aus dem Flugsandgebiet bei Roros im inneren Norwegen. — Nyt Magazin Naturv. 44.
- RICHARDS, P. W., 1929: Notes on the ecology of the Bryophytes and Lichens at Blakeney Point, Norfolk. — Journ. of Ecology 17.
- ROMELL, L.-G., 1922: Luftväxlingen i marken som ekologisk faktor. — Medd. Stat. skogsforsöksanst. 19.
- ROSBERG, J. E., 1894—1895a: Några dynbildningar på Bottniska vikens ostkust. — Vet. Medd. Geogr. Fören. Finland 2.
- 1894—1895 b: Bottenvikens finska deltan. — Ibid. 2.
- 1919: Bygd och obygd. — Helsingfors.
- RÄSÄNEN, V., 1927: Über Flechtenstandorte und Flechtenvegetation im westlichen Nordfinland. — Annal. Soc. Zool.-Botan. Fenn. Vanamo 7. Helsinki.
- SAELAN, T., 1906: *Psamma arenaria* funnen i Finland. — Medd. Soc. F. Fl. Fenn. 31.

- SALISBURY, E. J., 1922: The Soil of Blakeney Point: A study of soil reaction and succession in relation to the plant covering. — *Annal. of Botany* **34**.
- » 1925: Note on the edaphic succession in some dune soils with special reference to the time factor. — *Journ. of Ecology* **13**.
- SAMUELSSON, C., 1927: Studien über die Wirkungen des Windes in den kalten und gemässigten Erdteilen. — *Bull. Geol. Instit. Univ. Upsala* **20**.
- SANDSTEDE, H., 1903: Rügens Flechtenflora. — *Verh. Bot. Ver. Brandenburg* **45**.
- » 1913: Die Flechten des nordwestdeutschen Tieflandes und der deutschen Nordseeinseln. — *Abh. Naturw. Ver. Bremen* **21**.
- SAURAMO, M., 1928: Jääkaudesta nykyaikaan. — *Porvoo*.
- SERNANDER, R., 1905: Ref. von einem Vortrag über die Vegetation einiger Binnendünen. — *Botaniska Notiser* **1905**.
- SIERP, H., 1928: Physiologie. In EDUARD STRASBURGERS Lehrbuch der Botanik für Hochschulen bearbeitet von FITTING, SIERP, HARDER, KARSTEN. 17. Aufl. — *Jena*.
- SILVENNOINEN, O., 1916: Seiskari, sanoin ja kuvin. — *Helsinki*.
- SKOTTSBERG, C., 1907: Om växtligheten å några tångbäddar i nyländska skärgården i Finland. — *Svensk Bot. Tidskr.* **1**.
- SOKOLOV, N. A., 1894: Die Dünen. — *Berlin*.
- SOLGER, F., 1910: Geologie der Dünen. — Im »Dünenbuch«. *Stuttgart*.
- » 1920: Beobachtungen über Flugsandbildungen. — *Zeitschr. Deutsch. Geol. Ges. B.* **72**.
- STARR, A. M., 1912: Comparative anatomy of dune plants. — *Bot. Gaz.* **54**.
- STEBUTT, A., 1930: Lehrbuch der allgemeinen Bodenkunde. — *Berlin*.
- STEENSTRUP, K. J. V., 1894: Om Klitternes Vandring. — *Medd. Dansk. Geol. Foren. N:o 1*.
- STEVENSON, H., 1913: Notes of the vegetation of Weston Bay, Somerset. — *Journ. of Ecology* **1**.
- STEWART, E. J. A., and PATTON, D., 1924: Additional Notes on the Flora of the Culbin Sands. — *Transact. and Proc. Bot. Soc. Edinburgh* **29**, I.
- ST. JOHN, H., 1921: Sable Island, with a catalogue of its vascular plants. — *Proc. Boston Soc. Nat. Hist.* **36**. — Ref. in *Botanical Abstracts* **1921**.
- STOCKER, O., 1924, 1925: Beiträge zum Halophytenproblem. I—II. — *Zeitschr. für Botanik* **16**, **17**.
- STOLL, F. E., 1931: Tier- und Pflanzenleben am Rigaschen Strande. — *Riga*.
- SUOMENMAA, 1923: **5**. Viipurin lääni. — *Helsinki*.
- SUOMALAINEN, E. W., 1906: Hietasärkkämuodostuksista Tvärminnen luona. — *Geogr. För. Finl. Tidskr.* **18**. *Helsingfors*.
- SWELLENGREBEL, N., 1905: Über niederländische Dünenpflanzen. — *Beih. Bot. Centralbl.* **18**.
- TAYLOR, A. M., 1920: Ecological succession of mosses. — *Bot. Gaz.* **69**.
- TESCH, P., 1920: Duinstudies I. De herkomst von het duinzand. — *Tijdschr. Nederl. Aardr. Genootschap* **37**.
- THESLEFF, A., 1895: Dynbildningar i östra Finland. — *Vet. Medd. Geogr. För. Finland* **2**.
- TOMUSCHAT, E., und ZIEGENSPECK, H., 1929: Beiträge zur Kenntnis der ostpreussischen Dünen. — *Schr. Königsberger Gelehrt. Ges. Naturw. Kl.* **4**.
- TRIKALINOS, J., 1928: Windrippeln. — *Petermanns Mitteil.* **74**.

- TURESSON, G., 1922 a: Växtsamhällslärans utveckling. — Botaniska Notiser 1922.
- 1922 b: The species and the variety as ecological units. — Hereditas 3.
- 1925: The plant species in relation to habitat and climate. — Ibid. 6.
- 1926: Die Bedeutung der Rassenökologie für die Systematik und Geographie der Pflanzen. — Repet. spec. nov. regn. veget. Herausgeg. von FR. FEDDE. 41.
- 1928: Erbliche Transpirationsdifferenzen zwischen Ökotypen derselben Pflanzenart. — Hereditas 11.
- TÜXEN, R., 1928: Vegetationsstudien im nordwestdeutschen Flachlande. — Jahrb. Geogr. Ges. Hannover 50.
- WADHAM, S. M., 1920: Changes in the salt marsh and sand dunes of Holme-Next-The-Sea. — Journ. of Ecology 8.
- WAHLROOS, A., 1896: Bidrag till kännedom om hafsstrandens förskjutning vid en del af Finlands västkust. — Fennia 12, No 9. Helsingfors.
- WALTHER, H., 1927: Einführung in die allgemeine Pflanzengeographie Deutschlands. — Jena.
- WANGERIN, W., 1921: Beobachtung über die Entwicklung der Vegetation in Dünentälern. I—II. — Ber. D. Bot. Ges. 39.
- WARMING, E., 1891: De psammophile Formationer i Danmark. — Medd. Naturh. For. København 1891.
- 1897—98: Ekursionen til Skagen. — Bot. Tidsskr. 21. København.
- 1903: Ekursionen til Fanø og Blaavand i Juli 1903. — Ibid. 25.
- 1906: Dansk Plantevaext. 1. Strandvegetationen. — København og Kristiania.
- 1909: Dansk Plantevaext. 2. Klitterne. — København og Kristiania.
- WARMING, E., und GRAEBNER, P., 1918, 1932: Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. 3. und 4. Aufl. — Berlin.
- WATERMAN, W. G., 1922: Development of plant communities of a sand ridge region in Michigan. — Bot. Gaz. 74.
- WATSON, W., 1918: Cryptogamic vegetation of the sanddunes of the west coast of England. — Journ. of Ecology 6.
- WIBECK, E., 1906: Slättö-sand, dess vegetation och bildningshistoria. — Fauna och Flora 1.
- VISCHER, W., 1915: Experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Jugend- und Folgeformen xerophiler Pflanzen. — Flora, N. F. 108.
- VOLK, H., 1931: Beiträge zur Ökologie der Sandvegetation der oberrheinischen Tiefebene. — Zeitschr. für Botanik 24.
- WORTHAM, W. H., 1913: Some features of the sand-dunes in the south-western corner of Anglesey. — Ref. in Journ. of Ecology 1.







Abb. 1, S. 38. *Honckenya peploides*-Düne. Ytterö. Breite 20 m, Höhe 1 1/2 m.  
Im Hintergrund *Elymus*. 11. VII. 1927.



Abb. 2, S. 48. *Ammophila arenaria* auf der Högsanddüne. 25. VII. 1923.

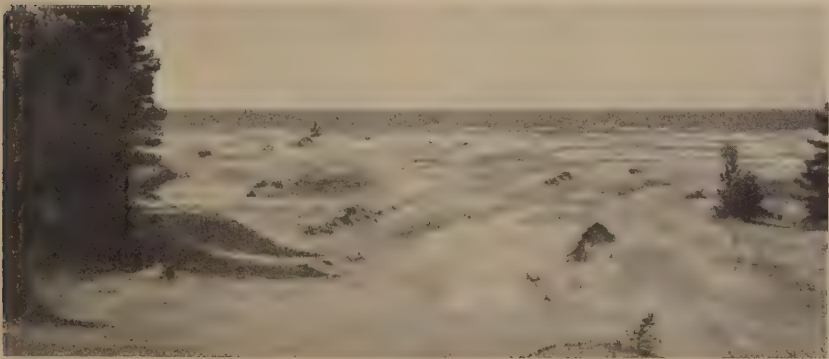


Abb. 3, S. 59. *Festuca polesica*-Dünen. Kuokkala. 11. VII. 1924.



Abb. 4, S. 67. *Honckenya peploides* in der *Festuca*-Zone. Ytterö. 12. VII. 1927.



Abb. 5, S. 96. *Salix acutifolia* in Flugsand. Haminanhiekka. Maximalhöhe des Strauches  $4\frac{1}{2}$  m. 14. VII. 1925.



Abb. 6, S. 97. Zerbrochene *Salix acutifolia*-Düne. Kuokkala. 4. X. 1924.



Abb. 7, S. 28. *Agrostis stolonifera* v. *maritima*-Dünen, Marjaniemi. 9. VII. 1927.



Abb. 8, S. 68. *Viola canina* in Flug-sand. Hangö-udd. 15. VII. 1923.



Abb. 9, S. 30. *Juncus balticus*-Düne. Siikajoki. Höhe der Düne 60 cm, der Pflanze 75 cm. Am Dünenabhang durch Deflation freigelegte Rhizome, Wurzeln und Sprosse; einige von diesen gestorben. 27. VII. 1926.



Abb. 10, S. 92. *Empetrum nigrum*-Dünen. Vattaja. Die Leeseite gegen den Zuschauer. Im Sande *Elymus* und *Festuca rubra*; zwischen den Gräsern vertrocknete *Empetrum*-Zweige sichtbar. 18. VII. 1926.



Abb. 11, S. 71. *Hieracium umbellatum* v. *dunense*. Dorfdüne in Tvärminne. 16. VII. 1923.



Abb. 12, S. 98. *Alnus glutinosa*-Düne. Kellomäki. Höhe der Sträucher bis zu 2 1/2 m. Im Vordergrund *Festuca rubra* v. *arenaria* und *Elymus*. 9. VII. 1924.





Abb. 13, S. 124. *Festuca ovina*-Terrassen auf der Düne Tuomipakat. Kalajoki.  
23. VII. 1926.



Abb. 14, S. 93. Das Flugsandfeld von Hyyppä mit *Arctostaphylos uva ursi*.  
6. VII. 1927.

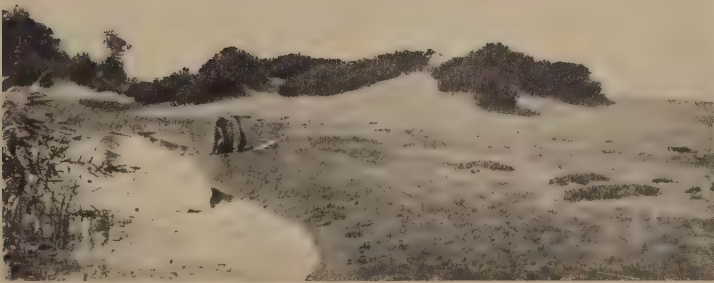


Abb. 15, S. 95. *Juniperus communis*-Dünen. Seivästö. Höhe der Düne bis zu  
3 m. 16. VII. 1924.



Abb. 16, S. 98. *Pinus silvestris*-Gebüsch in einer Düne.  
Lavausaari. Die Gräser: *Festuca polesica* und *Calama-*  
*grostis epigejos*, 7. VII. 1926.



Abb. 17, S. 98. *Alnus glutinosa* (früher in der Düne).  
Kellomäki. Höhe des Baumstumpfes 1 1/2 m, Dicke 30 cm.  
Von den Zweigen geht eine Menge von Wurzeln aus.  
4. VI. 1925.

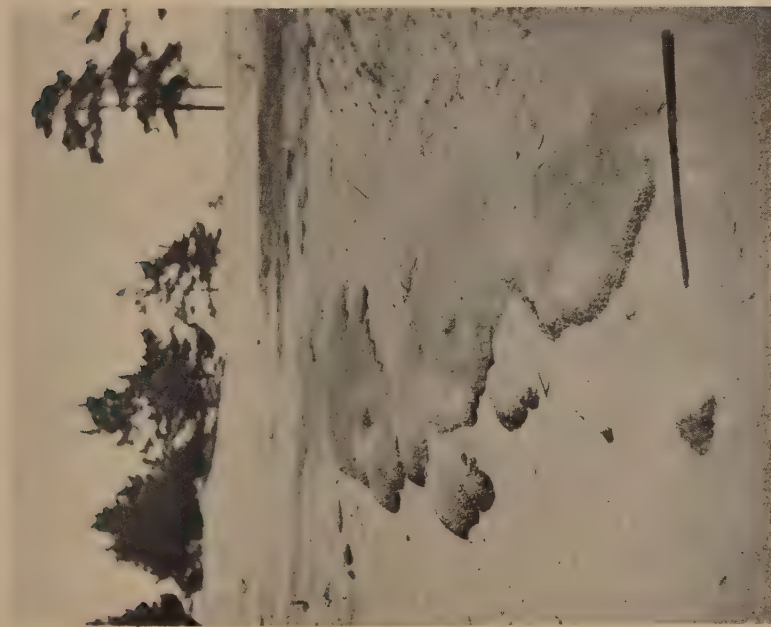


Abb. 18, S. 78. *Rhacomitrium canescens*-Teppich. Syn-  
dalen, supramarine Düne. Länge des Messbandes 50 cm.  
17. VII. 1923.



Abb. 19, S. 118. *Betula odorata* (früher in der Düne).  
Usikylä, Karelische Landenge. 5. VI. 1925.



Abb. 20, S. 125. *Polytrichum juniperinum*-Haube. Kalajoki. 24. VII. 1926.

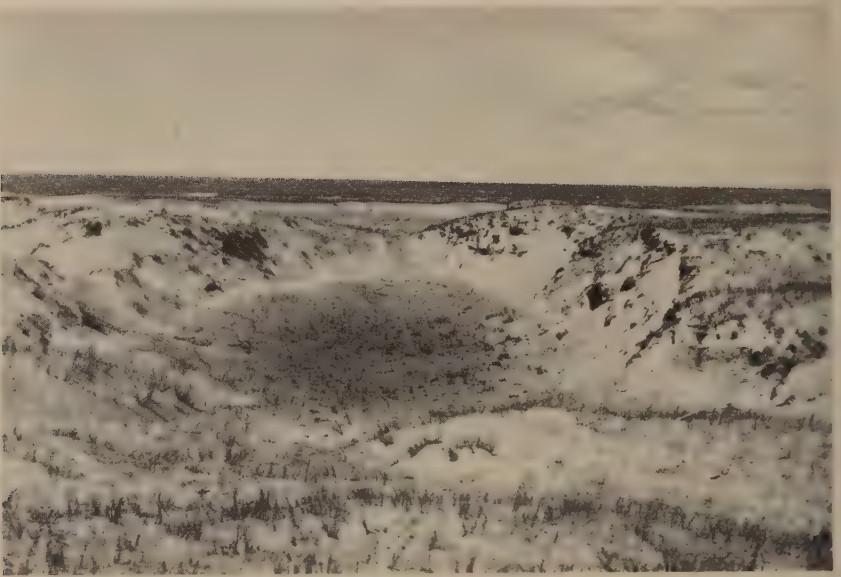


Abb. 21, S. 101. Windmulde, durch *Festuca polesica*-Düne gebildet. Kuokkala. Länge 20 m, Breite 5 m, Tiefe  $1\frac{3}{4}$  m. Im Vordergrund neugebildete *F. polesica*-Düne. 11. VII. 1924.











